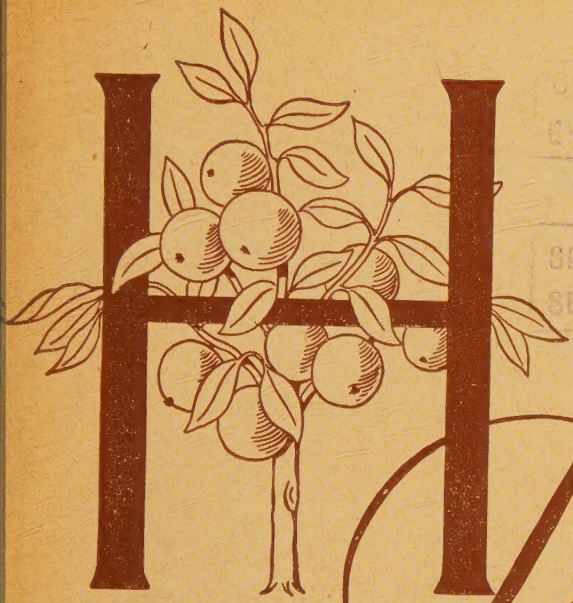
EXD

1951, Heft 6

COMMONWEALTH INST.
ENTOMOLOGY LIBRARY
21 JAN 1952
SERIAL Eu.375 B
SEPARATE



Bayer Briefe

FÜR WISSENSCHAFT UND PRAXIS

VERÖFFENTLICHUNGEN DER
»Bayer« PFLANZENSCHUTZ-ABTEILUNG LEVERKUSEN

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

1. Dipl. agr. F. Wenkel:

Versuche mit „Morkit" und „VO 4279" zur Abschreckung von Vögeln vom Fraß an Ölsaaten und Getreide 227

2. Dr. R. Walther:

Erfahrungen mit E 605 in einem Samenzuchtbetrieb . 234

3. Dr. Erna Frohberger:

Zur Wirkung der 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure auf Gewebe und Stoffwechsel der Pflanzen 236

Nachdruck gestattet

FARBENFABRIKEN BAYER
Verkauf Pflanzenschutz
LEVERKUSEN

HÖFCHEN-BRIEFE
FÜR WISSENSCHAFT UND PRAXIS

4. Jahrgang 1951, Heft 6

Zur Saatgutbehandlung gegen Krähenfraß ist Morkit bekannt und bewährt. Im Folgenden wird über ein neuartiges Anwendungsgebiet von Morkit und eines ihm ähnlichen Präparates, VO 4279, berichtet. Es handelt sich um die Fernhaltung von Vögeln von reifenden Ölsaaten und von Getreide. Bisher liegen auf diesem Gebiete noch wenig Erfahrungen und Versuche vor. Wir glauben aber, daß der nachfolgende Beitrag zu diesem Thema unsere Leser interessieren wird.

Versuche mit „Morkit" und „VO 4279" zur Abschreckung von Vögeln vom Fraß an Ölsaaten und Getreide

Von Dipl. agr. Fritz Wenkel,
Vogelkundliche Station Gelting Birk

Während meiner Tätigkeit als Anbauberater und Saatenanerkenner in Angeln fiel mir in den Jahren 1946 bis 1949 bei den Steckrüben-Vermehrungsflächen ein von Jahr zu Jahr sich verstärkender Vogelfraß auf. Als Schädlinge traten besonders die beiden Sperlingsarten, Hänflinge und Grünlinge, in Erscheinung. Der ausgedehnte Anbau ölhaltiger Kulturpflanzen verbesserte die Lebensbedingungen der vorgenannten Vogelarten, so daß — insbesondere bei den Hänflingen — die Zahl der Brutpaare immer mehr anstieg und der Schaden entsprechend größer wurde. Die Ertragsminderung war so groß, daß es sich kaum mehr lohnte, manche Flächen noch abzudreschen. Man erkannte den Schaden schon von weitem an dem silbernen Schimmer der aufgepickten Schoten. Alle Versuche, die Vögel durch Scheuchen jeglicher Art zu vertreiben oder in Fallen zu fangen, brachten keine nennenswerten Dauererfolge und an einen Abschuß war wegen der fehlenden Waffen und Munition nicht zu denken.

Ich entsann mich des „Morkit", das ich früher zur Vergällung der Saaten benutzte, um das Gefressenwerden durch Krähen zu verhindern. Eine Anfrage bei der Herstellerfirma ließ dann die „Bayer-Werke" antworten, daß Versuche mit „Morkit" im vorliegenden Schadensfalle erwünscht seien. Zur Durchführung der ersten kleineren Feldversuche wurden der Vogelkundlichen Station Gelting Birk dann 10 kg des Präparates zur Verfügung gestellt.

Vor Auslegung der Versuche mußte erst einmal die Frage geklärt werden, ob die Vögel überhaupt Geruchs- und Geschmacksempfindungen haben; denn auf diese beiden Sinne sollte das Mittel ansprechen. Die Schadvögel sollten vom Fraß abgeschreckt und vertrieben, nicht aber getötet werden.

Nach Naumann „fehlen den Vögeln Geschmacksorgane, wie sie in Form von Epithelknospen oder Schmeckbechern bei allen Wirbeltieren vorkommen . . .", „anderenteils darf nach dem Benehmen vieler Vögel der dargebotenen Nahrung gegenüber ihnen ein subjektives Unterscheidungsvermögen nicht abgesprochen werden".

In Heinroth (Bd. 1, S. 173) findet sich über den Haussperling nur folgender Hinweis: „Ihnen nicht genehme Nahrung wird durch Schütteln aus dem Rachen entfernt" und v. Hanstein-Hempelmann schreiben: „Vögel haben nur einen sehr kümmerlich entwickelten Geruchssinn" (S. 128) und weiter: „Man hat nachweisen können, daß Vögel, z. B. der Kanarienvogel, die vier Qualitäten des Geschmacks unterscheiden. Dabei zeigte sich, daß sie gegen uns bitter schmeckende Stoffe ziemlich unempfindlich sind" (S. 129). In einer neueren Arbeit schreibt Laven: „Beide (Mensch und Vogel) sind dagegen nur mit sehr mangelhaftem Geruchsvermögen ausgestattet. Über die „niederen" Sinne, Geschmack und Gefühl, läßt sich für die Vögel kaum etwas aussagen, geschweige ein tragbarer Vergleich anstellen" (S. 448). Erst in den Arbeiten von Engelmann fand ich dann Hinweise und Beobachtungsdaten, die auf ein Gelingen der Versuche hoffen ließen. Nach der eben genannten Arbeit haben Botepath und Dath (1904) im Schnabel der Vögel Geschmacksknospen entdeckt. Im Jahre 1911 veröffentlichte Liebermann Versuchsergebnisse über den Geschmackssinn und die Futterwahl der Vögel, und Rensch und Neunzig brachten 1924 die Ergebnisse ihrer Reihenuntersuchungen über die Schmeckempfindlichkeit zahlreicher Vogelarten. Seit 1934 hat Engelmann nun eine Reihe von Veröffentlichungen herausgebracht, in denen die Ergebnisse seiner Untersuchungen niedergelegt sind. Bei den Versuchstieren (Tauben, Enten, Zwerghühner) ist der Bau der Geschmacksorgane sehr verschieden. Tauben besitzen 200, Hühner 35 bis 75 Geschmacksknospen, wohingegen die Enten einen abweichenden Typ von Sinneszellen besitzen, deren Zahl geringer als die der Taube, aber größer als die der Hühner ist. Tauben sind gegen gewisse Schmeckflüssigkeiten empfindlicher als der Mensch, Enten und Hühner. Die Ente nimmt noch Lösungen an, die von Tauben gemieden werden, und das Huhn ist noch unempfindlicher.

Salzig, sauer, süß und bitter werden empfunden und unterschieden. Tauben und Hühner sind gegenüber „bitter" relativ unempfindlich, während die Ente stark negativ auf „bitter" reagiert.

Schon aus diesen ersten Versuchsergebnissen ist zu ersehen, daß verschiedene Vogelarten verschieden auf Geschmackseindrücke reagieren. Mit einer 100%igen Wirkung eines fraßabschreckenden Mittels gegen alle Vogelarten kann also kaum gerechnet werden, man kann aber wohl annehmen, daß nahverwandte Körnerfresser ungefähr die gleiche „Geschmacksrichtung" zeigen.

Einen Beweis für die fraßabschreckende Wirkung eines Mittels brachte Dr. Sy. Mit Arsenstäubemittel behandelte Pflanzen wurden nicht gefressen, was wohl ausschließlich auf den As-Gehalt zurückzuführen ist.

Die Möglichkeit, Vögel durch geeignete Mittel vom Fraß bestimmter Kulturarten abzuhalten, war also gegeben. Eine zweite Frage mußte aber vor der Durchführung der Versuche noch Beantwortung finden, und zwar die nach der Größe des Schadens und nach der Wirtschaftlichkeit des anzuwendenden Mittels. Eigene Feststellungen, Rundfragen bei Landwirten und sonstigen Fachleuten ergaben, daß der durch Vogelfraß verursachte Ernteausfall an Steckrüben und Mairüben in der Landschaft Angeln 15 bis 40 % beträgt. Veranschlagt man nur den geringsten Ausfall von 15 %, so ist auch heute bei den gesunkenen Preisen für Ölsaaten die Rentabilität des Schutzmittels durchaus gegeben. Inzwischen ist nun die sehr aufschlußreiche und sorgfältige Arbeit von Dr. Mansfeld erschienen, die unsere Untersuchungen insofern berührt, als sie sich mit dem tatsächlich angerichteten Schaden durch Sperlinge befaßt.

Im Jahre 1927 hatte Württemberg einen Weizenausfall durch Sperlingsfraß von 90 %, und 1935 meldete die Umgebung von Bremen einen fast 100%igen Ernteverlust aus dem gleichen Grunde an Gerste. 1949 stellte die Vogelschutzwarte Seebach genaue Erhebungen über Ernteverluste an. Schon gegen Ende Juni waren auf dem Versuchs- und Beobachtungs-Gerstenfeld 50 %

der Fläche befressen. Am 12. Juli war der Schaden gleichmäßig über die ganze Fläche verteilt.

Durch Auszählungen wurde festgestellt, daß der Totalschaden sich aus dem Fraßschaden und dem Ausfallschaden zusammensetzt und diese im Verhältnis 1:7 zueinander stehen. (Bei den Ölsaaten ist das Verhältnis noch ungünstiger, da schon beim Anpicken der Schoten und bei Entnahme des ersten Kornes bereits die ganze Schote entleert wird und somit verlorengeht.)

Im Käfigversuch wurde die freßbare Menge ermittelt. Ein Sperling frißt täglich: 4,5— 6 g reife Weizenkörner, oder
5,0—6,5 g reife Gerste, oder
5,5—6,5 g reife Haferkörner.

Im Freiflug werden, bedingt durch den stärkeren Energieverbrauch, höhere Mengen benötigt, so daß ein Jahresverbrauch von

2,5 kg Getreide pro Sperling

anzunehmen ist.

Für Dänemark errechnete Hammer auf Grund von Magenuntersuchungen einen Jahresverbrauch von 3,9 kg Gerste und 4,7 kg Hafer pro Sperling.

Die Arbeit von Mansfeld zeigt die Unterschiede zwischen der Ostzone und Dänemark hinsichtlich des Schadens an den verschiedenen Getreidearten. So wird in Dänemark z. B. der Roggen noch zu 14 % befallen, in der Ostzone dagegen gar nicht.

Ein Unterschied im Befall war auch lagemäßig festzustellen. Dorfnahe Felder zeigten 20- bis 70%igen Schaden, 400 bis 1000 Meter entfernt liegende Schläge nur noch 5 bis 10 %, während die weit in der Feldflur gelegenen Flächen frei von Schäden waren. Auch innerhalb der Demokratischen Republik war hinsichtlich des Befalls durch Sperlinge ein Unterschied nachweisbar. Da für die Bundesrepublik noch keine ähnlichen Untersuchungen vorliegen, ist ein Vergleich noch nicht zulässig. Es kann aber schon gesagt werden, daß die Verhältnisse in Schleswig-Holstein ähnlich denen von Dänemark sein werden. Jedenfalls ist der Schaden hier — auch auf Schlägen draußen in der Feldmark — sehr hoch, da die Wallhecken (Knicks) alle Schläge umgeben und die Vögel durch diese aus den menschlichen Siedlungen hinaus in die Feldmark geleitet werden. Verschiedene Gemeinden Schleswig-Holsteins sind in Anbetracht des großen Schadens schon dazu übergegangen, Prämien für die Beibringung toter Sperlinge zu zahlen. Da derartige Maßnahmen im Sinne des Natur- und Vogelschutzes äußerst bedenklich sind — es werden dann eben alle Singvögel für Spatzen gehalten und ihre Tötung prämiiert —, gingen die von uns angestellten Versuche darauf aus, die Vögel vom Fraß abzuschrecken und den Schaden unblutig zu verhindern.

Die ersten Versuche zur Fraßabschreckung wurden im Jahre 1949 auf drei Mairübenvermehrungsflächen kurz vor der Reife durchgeführt, nachdem schon Schäden durch Sperlinge und Hänflinge eingetreten waren. Bei Frhr. von Wangenheim, Langfeld (Kr. Flensburg), wurde eine Fläche von 2200 qm am 4. 7. bei sonnigem Wetter und leichten NW-Winden mit „Morkit“ bestäubt. 500 qm blieben unbestäubt, um eine kleine Kontrollfläche zu haben. Zum Stäuben wurde der „Blasator“ benutzt.

Zu dem Versuch schreibt der Besitzer:

„Beim Durchschreiten des 180 m langgestreckten, etwa 15 m breiten Feldstückes werden einzelne Vögel, anscheinend überwiegend Hänflinge, hochgemacht. Sie pickten offenbar, meistens am Boden sitzend, die ausgefallenen

Körner auf. In dem nicht bestäubten Teil des Feldstückes gehen größere Schwärme von Vögeln hoch, so daß ein Unterschied in dem Befall deutlich zutage tritt. Die gleiche Beobachtung wurde an mehreren Tagen hintereinander gemacht. Am 8. und 9. wurde gemäht, danach fiel geringer Regen. Danach wurden die Haufen auf dem vorher nicht bestäubten Teil des Feldstückes bestäubt. Größere Mengen von Vögeln sind dann nicht mehr beobachtet worden.

Ein Erfolg war offensichtlich. Die verbrauchte Menge (ca. 18 kg pro ha) war wahrscheinlich reichlich hoch. Der Verbrauch wird auch abhängig sein von der Arbeitsweise des Stäubegerätes."

Der zweite Versuch bei Herrn Jensen in Nieby-Westerfeld und der dritte bei Herrn M. Clausen in Nadelhöft waren ergebnislos, da im zweiten Versuch die Aufwandmenge (5 kg auf 1 ha) zu gering war und im 3. Versuch (10 kg auf 1 ha) der Befall schon vorher übermäßig stark und das „Morkit" außerdem vor der Anwendung durch unsachgemäße Lagerung feucht und klumpig geworden war, so daß eine einwandfreie Zerstäubung nicht mehr möglich war. Von vornherein mußte also schon mit einem negativen Ergebnis gerechnet werden.

Auf Grund der kleinen Feldversuche von 1949 stellten die „Bayer-Werke" ein verstärktes „Morkit" unter der Bezeichnung „VO 4279" her und übersandten der Vogelkundlichen Station Gelting Birk 1 kg zur Erprobung im Käfigversuch.

Im Januar 1950 wurden dann von mir an der Landwirtschaftsschule in Kappeln/Schlei an Käfigvögeln folgende Versuche angestellt:

1. Haussperling (Ring Nr. 8 665 270) am 15. 1. erstmalig mit Weizen und Steckrübensaat ohne VO-Zusatz gefüttert. Das Futter wurde sofort angenommen. Am 16. und 17. wurde das mit VO behandelte Futter nicht angerührt, auch unbehandeltes Futter, im Nebennapf gegeben, wurde nicht angenommen.*
2. Amseln (Männchen und Weibchen, 7 149 064 und 7 149 063) wurden am 22. 1. mit gekochten Kartoffeln und Apfelstücken gefüttert, die nicht bestäubt waren. Die Nahrung wurde schnell und restlos aufgenommen. Am 23. am Vormittag unbehandeltes Futter angenommen, am Nachmittag Apfelstücke mit VO nicht angenommen. Desgleichen keine Futterannahme am 24. Darauf wurden die Vögel freigelassen.
3. Drei Hänflinge, am 25. 10. 1950 eingefangen und in drei Tagen etwa durch unbehandeltes Futter ziemlich zahm, wurden am 29. mit VO behandeltem Futter gefüttert. Einige Körner wurden in den Schnabel genommen, aber nicht gefressen. Das dann in einem zweiten Gefäß gereichte saubere Futter wurde angenommen. Als am gleichen Tage beide Gefäße gereicht wurden, beachteten die Vögel nach einigen Versuchen am VO-Napf diesen nicht mehr. Als ich eine leichte Staubschicht von VO 4279 auf den Käfigboden brachte, wurden die Vögel sehr unruhig und mußten in einen anderen Käfig gebracht werden.

Die Käfigversuche, an Frischfängen durchgeführt, ergaben eindeutig, daß das mit VO behandelte Futter nicht angenommen wurde. Eine Staubschicht im Käfig und lang im Käfig verbliebenes VO-Futter lassen die Vögel sehr unruhig werden, im neutralen Käfig legt sich die Unruhe jedoch wieder.

* Anm. d. Schriftleitung: Jeder Vogelhalter wird schon die Erfahrung gemacht haben, daß Altfänge von Sperlingen nur sehr schwer einzugewöhnen sind, weil sie häufig jede Futterannahme verweigern.

Im Frühjahr 1950 schlossen sich an die Käfigversuche solche an keimenden Gemüsepflanzen an. In einem Kleingartengelände (14 Parzellen von je 80 qm) hatte ich meinen eigenen Garten. Alle aufkommenden Keimlinge (Salat, Erbsen, Radies und Mairüben) wurden sofort mit VO 4279 bestäubt. Obgleich Stare, Amseln, Buchfinken und Sperlinge auch meinen Garten täglich aufsuchten, wurden keine Keimlinge abgefressen oder ausgezogen, während die umliegenden Gärten stark unter Vogelfraß, besonders an Erbsen, Salat und Radies, zu leiden hatten. Erst als ich die Nachbargärten ebenfalls bestäubte, verzogen sich die Vögel aus dem Gartengelände und suchten die umliegenden Felder auf.

Dies Versuchsergebnis scheint mir besonders wichtig, da daraus hervorgeht, daß mit dem VO 4279 die Vögel aus wertvollen Kulturen ferngehalten werden können. Der Versuch müßte aber wohl noch dahin erweitert werden, daß den Vögeln überhaupt keine unbestäubten Keimlinge zur Verfügung stehen. Dann wäre festzustellen, ob eine Gewöhnung an bestäubtes Futter möglich ist.

Im Juli 1950 stellten die „Bayer-Werke" für die Durchführung größerer Feldversuche 200 kg VO 4279 zur Verfügung. Infolge der schlechten Witterung — starke Regenfälle kurz vor der Reife — konnten die ausgewählten Steckrübenfelder nicht mehr vor der Mahd bestäubt werden.

Die erste Fläche, 3,5 ha Steckrüben bei Herrn Baron v. Hobe, Gelting, lag für die Durchführung des Versuches besonders günstig. Der Nachbarschlag mit Rübsen war vorher abgeerntet und durch Sperlinge, Hänflinge und Grünlinge so stark befressen, daß die Ernte sich kaum noch lohnte. Es waren, nach wörtlichen Angaben des Verwalters, „Wolken" von Vögeln auf diesen Flächen, die nun in die Steckrüben abwanderten. Dieser Schlag lag außerdem in unmittelbarer Nähe des großen Gutsanwesens und wurde im N, S und O von Wallhecken (Knicks) begrenzt. Diese boten den Vögeln beste Deckung, von hier aus suchten sie den Steckrübenschlag auf.

Für den Versuch wurden vier Parzellen abgesteckt. Die erste, im S und O von Knicks eingefaßt, blieb unbestäubt, die zweite, nur an der Schmalseite ein Knick, bekam eine mittlere Aufwandmenge, die dritte, ebenso begrenzte Parzelle schwach und die vierte, im N und O von Knicks begrenzt, stark bestäubt. Die Steckrüben waren in Hocken aufgestellt, am Knick entlang und am Weg, der den Schlag vom Rübsenschlag trennte, wiesen die Hocken schon Fraßschäden auf. Als Bestäubegerät wurde ein vom Pflanzenschutzamt Kiel-Süderbrarup zur Verfügung gestellter englischer Bauchzerstäuber benutzt, der eine Regulierung der Staubmenge zuließ.

Am 20. 7. wurde von 10 Uhr bis 15 Uhr bei sehr heißem, trockenem, aber stark windigem Wetter der Versuch durchgeführt. Der Schlag erstreckte sich in seiner Längsausdehnung von N nach S, gestäubt wurden die Parzellen jeweils von W nach O, mit dem Winde. Schon bei Beginn flogen die Vögel (Hänflinge, Grünlinge und hauptsächlich Sperlinge) aus den Hocken ab und ließen sich auf den Hocken der freigebliebenen Fläche nieder, so daß dort 20 und mehr Vögel auf einer solchen saßen. Zum Schluß der Bestäubung waren die Vögel nur auf der freien Parzelle festzustellen.

Die Parzellen bekamen: 0,8 ha 25 kg VO 4972; 0,8 ha 15 kg; 0,8 ha 10 kg und 1,1 ha 0 kg.

Am nächsten Tage wurde das Feld am Nachmittag begangen und wieder nur Vögel auf der unbestäubten und einige auf der schwach bestäubten Parzelle angetroffen. In der unbestäubten Parzelle waren die Hocken fast leer

gefressen, jedenfalls so weit, wie die Vögel an die Schoten heran konnten. Am Abend fiel starker Regen. Am kommenden Tage waren die Schoten der bestäubten Hocken wie von einer gelben Wachshaut überzogen, die unbestäubten wieder von Vögeln besetzt. Bei weiteren drei Kontrollen war das Ergebnis das gleiche. Die schwach bestäubte Fläche zeigte etwas stärkeren Fraß. Leider konnte der Drusch nicht parzellenweise erfolgen, so daß das einwandfreie Ergebnis sich nicht in Zahlen ausdrücken läßt. Durchgeführte Zählungen — vor und nach der Bestäubung — ergaben, daß bei den mittel und stark bestäubten Parzellen nach der Bestäubung nur 2 % der Schoten befressen bzw. durch andere Einflüsse aufgeplatzt waren, bei der schwach behandelten Fläche ca. 30 % und 100 % bei der unbestäubten.

Ein Auszählen der ausgefallenen Körner war auch nach dem Auflaufen für die Auswertung des Versuches unmöglich, da beim Aufladen der Steckrüben viele Schoten aufplatzen und die Saat ausfällt. Trotzdem konnte aber bei der unbestäubt gebliebenen Parzelle eine größere Dichte der Keimlinge festgestellt werden. Im Farbfoto konnte der Unterschied zweier benachbarter Hocken — unbestäubt und mit mittlerer Dosis — festgehalten werden. Der silberne Schimmer der stärker befressenen Hocke ist deutlich erkennbar.

Als ich nach dem Drusch den Besitzer und den Pächter um ihr Urteil bat, wurde mir übereinstimmend gesagt, daß mit einer solchen Wirkung nicht gerechnet worden war. Man hatte schon, wie vorher bei den Rübsen, mit einem Totalschaden gerechnet. Die Vogelwolken waren nach der Bestäubung so ziemlich verschwunden, ebenso auch aus dem hinter dem Knick gelegenen Gutsgarten. Das Mittel soll im kommenden Jahre bei Raps wieder angewendet werden.

Der zweite Versuch wurde an der gleichen Frucht bei Herrn Alsen in Nieby durchgeführt. Auch dieser Schlag hatte seine Längsausdehnung von N nach S und war im S, W und O von Knicks umgeben. Auch hier waren die Steckrüben schon gemäht, waren aber nicht aufgestellt, sondern lagen im Schwad. Es wurden drei Parzellen ausgelegt: 1 unbestäubt, 2 normal und 3 stark bestäubt (0 kg; 20 kg und 30 kg). Jede Parzelle war annähernd 1,3 ha groß.

Tag der Bestäubung war der 21. 7. 1950, morgens 8—12 Uhr. Wetter: sonnig, wolkenlos, frische bis starke Winde aus W.

Es wurden zwei Geräte gleichzeitig benutzt, der englische Bauchzerstäuber für die stark bestäubte, ein „Blasator" für die normal bestäubte Parzelle. Im W lag die stark behandelte Fläche, der sich nach O die normal behandelte anschloß.

Die größere Aufwandmenge überzog die Steckrüben geradezu mit einer dicken gelben Staubschicht, während die zweite Parzelle kaum erkennbare Spuren des Mittels zeigte. Da die Bestäubung schon im Morgentau begonnen wurde, haftete das Mittel besser als am Vortage im ersten Versuch.

Bei Beginn der Stäubung kamen von den Knicks her die Vögel — wieder die vorher genannten Arten — auf den Schlag geflogen. Auch auf die schon bestäubte Fläche ließen sich die Vögel nieder, fraßen aber nicht, sondern saßen mit gerecktem Hals und hocherhobenem Kopf nur kurze Zeit auf den Schwaden und flogen schließlich auf die unbehandelte Fläche, wo sie sofort zu fressen begannen. Auf dieser sammelten sich in kurzer Zeit an 500 bis 800 Vögel. Mit dem Höherkommen der Sonne und dem Wärmerwerden dampfte die behandelte Fläche förmlich. Hinzukommende Vögel überflogen diese Nebel und

landeten auf der unbestäubten Fläche. Die Wirkung des Mittels wurde durch den am Abend niedergehenden Regen nicht beeinträchtigt. Eine übermäßige Abschwächung trat auch nicht in den Folgetagen ein, die ebenfalls noch Regen brachten. Es hatte den Anschein, als hätten sich die Mengen der Vögel verzogen, und nur die Brutpaare der umliegenden Knicks waren anzutreffen. Lediglich die unbehandelte Fläche wies größere Fraßschäden auf, die aber nicht so stark waren, wie die vom ersten Versuch.

Beim Dreschen zeigte es sich, daß die unbestäubte Parzelle im Vergleich zu den beiden anderen 30 % weniger Ertrag brachte, die Gesamternte des Schlages aber als normal zu bezeichnen war. Der Besitzer war von dem Ergebnis so beeindruckt, daß er die verbliebene Restmenge des Mittels sich für das nächste Jahr erbat.

Der dritte Versuch bei Herrn v. Hobe, Düttebüll, brachte keinen eindeutigen Erfolg, da das Mittel, im Regen verstäubt und durch tagelangen Regen unwirksam gemacht wurde.

Der Versuch 4 wurde wieder bei Herrn Alsen, Nieby, in einem Roggenschlag ausgelegt. Dort waren Ringeltauben die Schädlinge, die sich an den Lagerstellen durch Fraß unangenehm bemerkbar machten. Die Lagerstellen wurden mit VO 4972 bestäubt und wurden daraufhin nicht mehr von den Tauben aufgesucht.

Ein fünfter und sechster Versuch an Runkel- und Zuckerrübensamenträgern verregneten ebenfalls völlig. Die Fraßschäden wurden zwar geringer, doch ließ sich nicht einwandfrei nachweisen, ob dem Stäubemittel diese Wirkung zuzuschreiben war. Die Fraßschäden waren an dieser Frucht sowieso wesentlich schwächer und als Schadvögel kamen eigentlich nur Grünlinge zur Beobachtung.

Bei der Besichtigung vieler Getreideflächen fiel, besonders bei Weizen und Hafer, der Sperlingsfraß auf. Auf kleinen Flächen von 5 bis 10 qm konnten zwischen 8 bis 49 Sperlinge gezählt werden. Die dorfnahen Felder waren besonders stark heimgesucht, doch auch die draußen in der Feldmark gelegenen Koppeln wiesen noch erhebliche Fraßschäden auf. Die Sperlinge werden von den Knicks aus den menschlichen Siedlungen in die Feldmark geleitet und richten dann auch dort Schaden an. Es konnte aber festgestellt werden, daß z. B. nicht alle Weizensorten gleich stark befressen werden, so zeigten Carstens V und Svalöfs 0987 die weitaus stärksten Schäden, während Heines IV und Svalöfs Kronenweizen anscheinend — auch in Dorfnähe!! — gemieden wurden.

Die Stäubeversuche mit VO an Weizen (Versuche 7 und 8) ergaben ebenfalls deutlich die fraßabschreckende Wirkung des Präparates VO 4279, waren aber ebenfalls wieder durch starke Regenfälle beeinträchtigt. Bemerkt wurde aber auch hier wieder, daß das Mittel Nebelwirkung zeigte und diese Nebel den Vögeln sicher unangenehm waren. Jedenfalls überflogen sie die nebligen Flächen.

Zusammenfassend kann nach den Versuchen gesagt werden:

1. „Morkit“ wirkt bei einer Aufwandmenge von 15—20 kg/ha fraßabschreckend auf Sperlinge, Hänflinge und Grünlinge.
2. VO 4279 von 10 kg/ha ab zeigt deutlich fraßabschreckende Wirkung bei Sämlingen, Samenträgern der Brassica-Arten und bei Getreide.
3. Die bei Wärme und Feuchtigkeit auftretenden, vom Mittel verursachten Nebel verstärken die Wirkung des Stäubemittels VO 4279.

4. Die Stäubung ist demnach möglichst in den frühen Morgenstunden durchzuführen.
5. Als Stäubegeräte eignen sich gut regulierbare Bauchzerstäuber. Allerdings muß das Gerät immer voll sein; denn schon bei halbvollem Behälter wird die Ausstäubung schwächer.
6. Starke Regenfälle sind — wenn nicht langanhaltend — nicht beeinträchtigend auf die Wirkung. Langanhaltende Regenfälle schwächen die Wirkung bis zur gänzlichen Wirkungslosigkeit ab.
7. Die Bestäubung von Ölsaaten kann auch nach dem Mähen noch mit Erfolg vorgenommen werden.
8. Schwierigkeiten der Bestäubung von Getreideflächen sind mit den üblichen Geräten z. Z. technisch nicht zu überwinden. Die Bestäubung kann erst nach dem Mähen, dann aber auch noch mit Aussicht auf Erfolg durchgeführt werden.

Schrifttum

1. A. Haase: „Über die neuen Schädlingsmittel der Land- und Forstwirtschaft und ihre etwaige Bedeutung für den Vogelschutz." Die Vogelwelt, 70./1949, Heft 3, S. 74 ff.
2. O. Heinroth: „Die Vögel Mitteleuropas", Bd. I, Berlin (1926).
3. v. Hanstein-Hempelmann: „Biologie der Tiere", Leipzig (1929).
4. Laven: „Vögel als Augentiere" in „Ornithologie als biologische Wissenschaft", Heidelberg (1949).
5. Mansfeld: „Beiträge zur Erforschung der wissenschaftlichen Grundlagen der Sperlingsbekämpfung", Nachr.-Bl. d. deutschen Pflanzenschutzdienstes, Heft 4 (1950).
6. Naumann: „Die Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas", Gera, 1905.
7. Sy: „Zur Gefährdung von Singvögeln durch arsenhaltige Pflanzenschutzmittel", Nachr.-Bl. d. dtsch. Pflanzenschutzdienstes 19/1939, Heft 10.
8. Engelmann: „Vom Geschmackssinn und der Futterwahl beim Huhn", Biol. Zbl. 65/1946, Heft 4 6.

Erfahrungen mit E 605 in einem Samenzuchtbetrieb

Von Dr. R. Walther, Kleinsendelbach über Erlangen

In Süd- und Mitteldeutschland befiel im Frühjahr 1949 die Kohlfliege *(Chortophila brassicae,* Bché.) in Unmengen die Brassica-Gemüsefelder, wobei der größte Teil dieser Kulturen, in der Hauptsache Kohlrabi und Frührotkohl, durch diese Schädlinge vernichtet wurde. Sogar zweijährige Kohlsamenträger blieben nicht verschont. Ich konnte z. B. bei Rotkohlmutterpflanzen einen Schaden durch Kohlfliege von 50 % auszählen. Der Befall trat so überraschend auf — und vielerorts so unvorbereitet —, wobei sich die Herde so schnell ausdehnten, daß die Bekämpfungsmaßnahmen kaum

Schritt halten konnten. Nur sofort einsetzendes Begießen, mehrmals wiederholt, konnte bei einer Konzentration von 0,03—0,04 % E 605 forte an manchen Stellen noch einen Totalverlust verhindern.

In beiden Jahren wurden Zwiebel und Porree von der Zwiebelfliege (*Hylemyia antiqua*, Meig.) befallen, die durch mehrmaliges Bestäuben mit E 605 (ca. 25 kg/ha) erfolgreich bekämpft wurde. Bei Kresse wurde mit E 605-Staub (20 kg/ha) bei einmaliger Stäubung in wenigen Stunden ein 100-prozentiger Erfolg erzielt gegen die schwarzen Larven der Rübenblattwespe (*Athalia colibri*, Christ), die nach erfolgter zweiter Häutung den Samenbestand gefährdete.

Schwarzwurzel-Samenträger waren hauptsächlich von Blattlausarten (*Aphis* spec.) befallen, die auch an Bohnen-, Petersilie-, Salatrüben- und Kruziferen-Samenpflanzen auftraten. Mit 20 kg/ha E 605-Staub konnten diese Schädlinge wirkungsvoll bekämpft werden. — Leider wurden im Kulturjahr 1949 größere Flächen von Buschbohnen durch die Schalottenfliege (*Chortophila cilicrura*, Rond.), die durch die naßkalte Witterung z. Z. der Aussaat begünstigt wurde, vernichtet. Bis jetzt steht gegen diesen Schädling noch kein erfolgversprechendes Bekämpfungsmittel zur Verfügung. Dieser Schädling sitzt, eigenen Beobachtungen nach zu schließen, zu tief im Boden, um eine erfolgreiche Bekämpfung durchzuführen. Die Versuche mit E 605 (0,02 %), diesem Schädling zu begegnen, blieben ohne Wirkung. Es kommt hier nur eine prophylaktische Behandlung des Saatgutes (durch Einpuderung oder Begießen mit Berührungsgiften) in Frage. Dieser Schädling vernichtet im Boden neben den Keimblättern und dem Stengel vor allem das Herzblatt. Die Made ist aber beim Erkennen des Befalles in den meisten Fällen bereits zur Verpuppung in tiefere Bodenschichten abgewandert, so daß die hier einsetzende Bekämpfung ohne größere Wirkung verläuft.

Rübenaaskäfer (*Blitophaga opaca*, L. und *Blitophaga undata*, Müll.) wurden im Jahr 1949 auf Salatrüben-Samenträgern durch einmalige Bestäubung von E 605 (20 kg/ha) wirksam bekämpft, ebenso Erdflöhe (*Phyllotreta undulata*, Kutsch — gelbgestreift — und *Ph. nigripes*, Fabr. — schwarz glänzend), die in geringer Anzahl an Salatrüben anzuchten, jedoch in weitaus größeren Mengen bei Radies-, Rettich- und Kohlpflanzen anzuchten aufgetreten sind. Sofort nach dem Auflaufen müssen diese Kulturen in 10tägigen Stäubeperioden mit E 605 behandelt werden, wenn ein Erfolg erzielt werden soll.

An Kohl wurde der Kohltriebrüßler (*Ceutorrhynchus quadridens*, Panz.) sowie der Kohlweißling (*Pieris brassicae*, L.) durch wiederholtes Spritzen (0,02 %) oder Stäuben (20—25 kg/ha) unschädlich gemacht.

Über eine erfolgreiche Bekämpfung mit E 605-Präparaten bei Erbsenkäfer (*Bruchus pisorum*, L.) kann noch kein abschließendes Urteil abgegeben werden. Die Versuche werden im kommenden Jahr fortgesetzt; eine Veröffentlichung der Ergebnisse kann erst zu späterem Zeitpunkt erfolgen.

Der Blattrandkäfer (*Sitona lineata*, L.) wurde durch wiederholtes Stäuben mit E 605 (normal angegebene Menge) an seiner Freßlust ziemlich gehindert.

Bei Möhren, Sellerie, Salat und verschiedenen anderen kleineren Kulturarten wurden in den vergangenen Jahren keine Schädlinge festgestellt.

In diesem Jahr konnte ein Meerrettich bestand eines Nachbarbetriebes durch wiederholte Stäubung mit E 605 (20 bis 25 kg/ha) vor den verheerenden Fraßschäden des Meerrettichblattkäfers (*Phaedon armoraciae*, L.) und des Meerretticherdflohs (*Haltica armoraciae*, E. H.) gerettet werden. Gerade der

Meerrettichblattkäfer tritt in den oberfränkischen Meerrettichanbaugebieten sehr stark auf und stellt einen wirtschaftlichen Anbau oftmals stark in Frage.

In meinen Ausführungen habe ich bewußt die Angabe der Zeiten für einen erfolgreichen Einsatz von E 605-Präparaten unterlassen, da wir uns in der Praxis nicht nach bestimmten, kalendermäßig festgesetzten Bekämpfungszeiten richten dürfen. Der Betriebsführer und seine Arbeiter sollten dagegen stets mit wachsamen Augen die Kulturen laufend beobachten. Eventuell kann diese Wachsamkeit und Aufmerksamkeit durch eine kleine finanzielle Beihilfe seitens des Betriebes erhöht werden. Die Bekämpfungsmaßnahmen müssen dann sofort einsetzen, wenn Gefahr für unsere Felder besteht. Genau wie z. B. die klimatischen Verhältnisse der letzten Jahre durchaus nicht programmgemäß verlaufen sind, so kann auch bei den vielen Schädlingen, die unsere Kulturen bedrohen, eine Zeitverschiebung eintreten, die bei einer „Programmarbeit" im Betrieb ungeahnte Wirkungen zur Folge haben könnte.

Zur Wirkung der 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure auf Gewebe und Stoffwechsel der Pflanzen

Von Dr. Erna Frohberger, Odenthal, Bez. Köln

INHALTSÜBERSICHT

A. Einleitung 237

B. 2,4-D in seiner Wirkung auf den Habitus und auf die Gewebe der Pflanze 238

I. Dikotyledonen 239

1. Kap.: Die Wirkung auf den Habitus 239

2. Kap.: Die Wirkung auf die Gewebe 242

a) Störungen der Wachstumsvorgänge im primären Meristem des Vegetationskegels 242

b) Anomale Verdickungen des Stengels durch Beeinflussung des sekundären Meristems 245

c) Anomale Verdickung des Blattgrundes durch Vergrößerung der Parenchymzellen 251

II. Monokotyledonen

1. Kap.: Die Wirkung auf den Habitus 252

2. Kap.: Die Wirkung auf die Gewebe 255

a) Störungen der Wachstumsvorgänge im primären Meristem des Vegetationskegels 255

b) Störungen im Verhalten der wurzelbildenden Gewebe 260

III. Besprechung der Ergebnisse, das Verhalten der Monokotyledonen und Dikotyledonen im Vergleich 262

C. 2,4-D in seiner Einwirkung auf den Stoffwechsel der Pflanzen 266

I. Beobachtungen von Stärkemangel bei behandelten Pflanzen 266

II. Zur Frage einer Einwirkung auf die Aktivität der diastatischen Fermente . . 267

1. Kap.: Der Stärkeabbau in vitro in Gegenwart von 2,4-D 267

2. Kap.: Die Einwirkung von 2,4-D auf die diastatische Aktivität der Samen von Zea mays 269

3. Kap.: Die Untersuchung des Zuckergehaltes von Tomatenpflanzen nach Behandlung mit 2,4-D 271

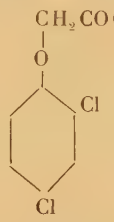
4. Kap.: Der Stärkegehalt der Versuchspflanzen 275

III. Zur Frage der Anregung zuckerverbrauchender Stoffwechselprozesse 275
1. Kap.: Die Bestimmung der Atmungsintensität von Tomatenpflanzen nach Behandlung mit 2,4-D 275
IV. Besprechung der Ergebnisse 279
V. Zusammenfassung der Ergebnisse 282
D. Literatur 284

A.

Einleitung

Im Rahmen des amerikanischen Amtes für chemische Kriegsführung wurden weit über tausend Verbindungen auf „Wuchsstoffcharakter" untersucht *(Thompson, Swanson, Norman* 74). Mehrere hundert wurden als wirksam befunden *(Rademacher* 56). Die Wirksamkeit beruhte auf dem Vermögen, eine Zellstreckung zu bewirken, auf der Ausbildung von Adventivwurzeln an Stecklingen, auf der Bildung samenloser Früchte *(Gardner* 19) und auf der Verhinderung frühzeitigen Fruchtabfalles (zusammenfassend beschrieben von *Veldstra* 76). Es wurde bekannt, daß diese Stoffe in einer physiologischen Kurve auf Pflanzen wirken, in höheren Konzentrationen also auch toxisch sein können *(Grace* 28). *Kraus* (41), *Mitchell* (41) und *Hamner* (33) erkannten die Möglichkeit ihrer Anwendung als selektive Unkrautgifte, da verschiedene Pflanzenarten eine spezifische Empfindlichkeit gegen Konzentrationen oder Stoffe zeigten *(Zimmerman, Hitchcock* 80, *Marth, Davis, Mitchell* 45). Einige der wirksamsten Säuren waren die substituierten Phenoxy-Verbindungen (71, 35). Unter ihnen wurde 1942 die 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure von *Zimmerman* als aktivster Zellstreckungsstoff erkannt (72, 83). 1944 wurde sie erstmalig als Unkrautgift gegen *Convolvulus arvensis* geprüft *(Hamner* 33). Die 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure wurde im Boyce-Thompson-Institut synthetisiert und hat die Strukturformel:



(nach *Zimmerman* 82)

Zimmerman und seine Mitarbeiter führten ihre Untersuchungen mit diesem Stoff auf breiter Basis durch und prüften hauptsächlich seine Wirkungsbreite. 1945 wurden in den USA und in England die ersten Mittel auf Wuchsstoffgrundlage von der Industrie entwickelt und die 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure als 2,4-D Na-, K-, Ca- und Ammoniumsalz herausgegeben *(Rademacher* 56).

Über die Wirkung des 2,4-D auf die Pflanze wurde durch Berichte aus der Praxis bekannt, daß die Dikotylen nach einer Spritzung mit wäßriger Lösung welkten, sich am Boden krümmten, ihre Blätter einrollten und nach kurzer Zeit abstarben *(Johnson* 36). Die Monokotylen zeigten weitgehende Resistenz *(Ravault, Lhoste* 50, *Schanderl* 61). In den folgenden Jahren befaßten sich die Untersuchungen von *Beal* (6), *Tuckey* (75), *Hamner* (33, 75), *Imhofe* (75), *Swan-*

son (70), *Arvy* (3), *Lhoste* (3), *Gautheret* (22, 23, 24), *Bein* (8), *Schopfer* (8) mit morphologischen und cytologischen Veränderungen an Sprossen und Wurzeln, die durch 2,4-D verursacht worden waren. Die Wirkungen waren die gleichen, jedoch in verstärktem Maße, wie sie schon *Carlton* (16), *Brown* (13), *Cormack* (13), *Gautheret* (21, 22, 23, 24, 25), *Levan* (43), *Kraus* (40), *Mitchell* (40, 46), *Baranova* (5), *Cooper* (17), *Greenfield* (29), *Stewart* (46), *Goldberg* (26), *Scott* (62), *Bansor* (4), *Reinhard* (4), *Tice* (4), *Taylor* (73) mit natürlichen Auxinen, β-Indolylessigsäure und α-Naphthylessigsäure beobachtet hatten: Erhöhte Tätigkeit der kambialen Gewebe, die zu Tumorbildung oder zu Wurzelanlagen führen kann. Knospenanlagen von Blättern und Blüten wurden in ihrer Entwicklung gehemmt. Diese morphologischen Abnormitäten wurden als Endergebnisse gestörter physiologischer Prozesse angesehen. *Kelly* (37), *Mitchell* (51, 52), *Avery* (37), *Brown* (12, 51), *Smith* (64, 65), *Hamner* (34), *Tuckey* (34) untersuchten die Stoffwechselprozesse von Pflanzen, die durch Behandlung mit 2,4-D Wachstumsstörungen zeigten. Sie fanden Veränderungen im Kohlehydratstoffwechsel, die sich in einem abnormen und wechselnden Verhältnis von löslichen Zuckern zu Stärke zeigte. Messungen der Respirationsintensität ergaben eine Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs. Gleiche Ergebnisse fanden *Kraus* (40, 50), *Mitchell* (40, 46, 47, 48, 49, 50), *Stewart* (46), *Zimmerman* (80), *Hitchcock* (80), *Whitehead* (50), *Bonner* (9), *Wildman* (9), *Martin* (47), *Stuart* (48, 69), *Smith* (63), *Nash* (63), *Davis* (63) in den Reaktionen, die durch α-Naphthylessigsäure und andere Wuchsstoffsäuren ausgelöst wurden. Sämtliche Ergebnisse fügen sich zusammen zu der Theorie, daß sowohl durch synthetische Wuchsstoffsäuren wie auch durch natürliche Auxine entweder die Atmung primär und der Kohlehydratstoffwechsel sekundär oder das gleiche in umgekehrter Folge reguliert werden. Der direkte Angriffspunkt des 2,4-D im physiologischen Geschehen konnte jedoch noch nicht gefunden werden. Man vermutet die Beeinflussung von Enzymsystemen, wie *Bonner* und *Wildman* (9) sie für die Indolylessigsäure als Phosphatase der höheren Pflanzen theoretisch entwickelt haben.

Das Ziel der vorliegenden Arbeit war, durch experimentelle Untersuchungen einmal die Ursache der selektiven Wirkung des 2,4-D auf dikotyle Pflanzen festzustellen, zum anderen dem Wirkungsmechanismus in der Pflanze nahezukommen. Die beschriebenen physiologischen Arbeiten ausländischer Institute waren zu diesem Zeitpunkt (Beginn des Jahres 1948) entweder noch nicht veröffentlicht oder in Deutschland noch nicht zugänglich, da sie während und nach dem Krieg entstanden waren. Sie konnten daher keine Richtung bei der Versuchsanstellung geben.

B.

2,4-D in seiner Wirkung auf den Habitus und auf die Gewebe der Pflanze

Als Versuchspflanzen aus der Gruppe der Monokotyledonen fanden *Avena sativa* L., *Zea mays* L. und *Elodea canadensis* Richard und Michaux Verwendung. Als dikotyle Versuchspflanzen dienten *Sinapis alba* L., *Chenopodium album* L., *Lupinus albus* L., *Solanum tuberosum* L., *Solanum lycopersicum* L. Hauptsächlich wurden im Verhalten gegenüber 2,4-D *Avena sativa* und *Sinapis alba* miteinander verglichen, um mit den grundsätzlichen Untersuchungen gleichzeitig den Belangen der Praxis Rechnung zu tragen. Die Versuche wurden vorwiegend im Frühjahr im Gewächshaus bei 15—25° C durchgeführt.

I. Dikotyledonen

1. Kap.: Die Wirkung auf den Habitus.

Um ein allgemeines Bild von den möglichen Veränderungen des Habitus zu gewinnen, wurden zunächst Behandlungen ganzer Sprosse verschiedener Arten aus verschiedenen Ordnungen der Dikotyledonen vorgenommen. Die Kontrollpflanzen wurden in allen Versuchen entsprechend mit Wasser behandelt.

1. Versuchsreihe:

Methode: Junge Pflanzen von *Sinapis alba* mit zwei bis drei entwickelten Laubblättern, die also stark im Wachstum begriffen waren, wurden im Gewächshaus mittels einer Zerstäuberspritze mit verschiedenen Konzentrationen einer 2,4-D-Lösung bespritzt und zwar von 0,2 %, 0,1 %, 0,01 %, 0,001 %, 0,0001 %, 0,00 001 %, 0,000 001 %.

Ergebnis: Am nächsten Tag wurden bei den stärkeren Konzentrationen bereits epinastische Reaktionen der Blätter deutlich sichtbar. Die Kotyledonen neigten zunächst ihre Ränder abwärts, um sie schließlich auf der Unterseite einzurollen. Nach ein paar Tagen begann der Stengel bei den Konzentrationen von 0,000 001 % bis 0,01 % anzuschwellen. Die Schwellung ging vom oberen Sproßteil aus und nahm basalwärts ab. Bei 0,01 % platzte die Epidermis an verschiedenen Stellen auf. Das dritte Blatt entwickelte sich aus dem Zustand unvollkommener Entfaltung nicht weiter und begann zu schrumpfen. Ebenso verkümmerte es bei den beiden stärkeren Konzentrationen von 0,1 % und 0,2 %. Die Stengel dieser Pflanzen zeigten schwächere Schwellungen, aber starke Krümmungen (Abb. 1). Nach vier Wochen waren die mit 0,2 % und 0,1 % behandelten Pflanzen verdorrt, die mit 0,01 % behandelten krümmten sich am Boden, um nach einiger Zeit ebenfalls abzusterben. Ihre Stengel waren aufgeplatzt und ihr Wachstum sistiert. Es hatten sich keine neuen Blätter mehr gebildet. Alle übrigen Pflanzen wuchsen weiter mit um mindestens ein Zweifaches verdickten, jedoch funktionstüchtigen Stengeln und vergrößerten, etwas gekräuselten Blättern. Die Blätter im oberen Teil der Sproßachse drängten sich dicht, knäuelartig. Es erstand der Eindruck, als hielte die Streckung der Sproßachse nicht mit der Neubildung von Blättern Schritt. Nach längerer Zeit war das Sproßwachstum wieder normal und auch neugebildete Seitentriebe bildeten völlig normale Blätter aus.

2. Versuchsreihe:

Methode: Junge Pflanzen von *Solanum lycopersicum* von 18 cm Höhe wurden im Gewächshaus in gleicher Weise mit 0,2 %iger 2,4-D-Lösung bespritzt.

Ergebnis: Am nächsten Tag zeigten die Blätter eine starke Epinastie. Darauf schwoll der Blattgrund kräftig an. Der Stengel wurde ebenfalls dicker und bog sich in mehrfachen Krümmungen. Nach ein paar Tagen platzte die Epidermis auf. Aus den entstandenen Rissen drängten sich Kalluspfropfen. Die jüngsten Blätter verkleinerten durch Schrumpfung und enge Faltung ihre Oberfläche. Es wurden keine neuen Blätter mehr ausgebildet. Die unteren Blätter der Pflanzen welkten, die anderen nahmen eine blaugrüne Färbung an. Nach zehn Wochen fiel die Epidermis von den Stengeln ab, der Kallus hatte eine neue Festigungsschicht um den Zentralzylinder gebildet. Ob er alle Funktionen der Epidermis, besonders die des Verdunstungsschutzes erfüllte,

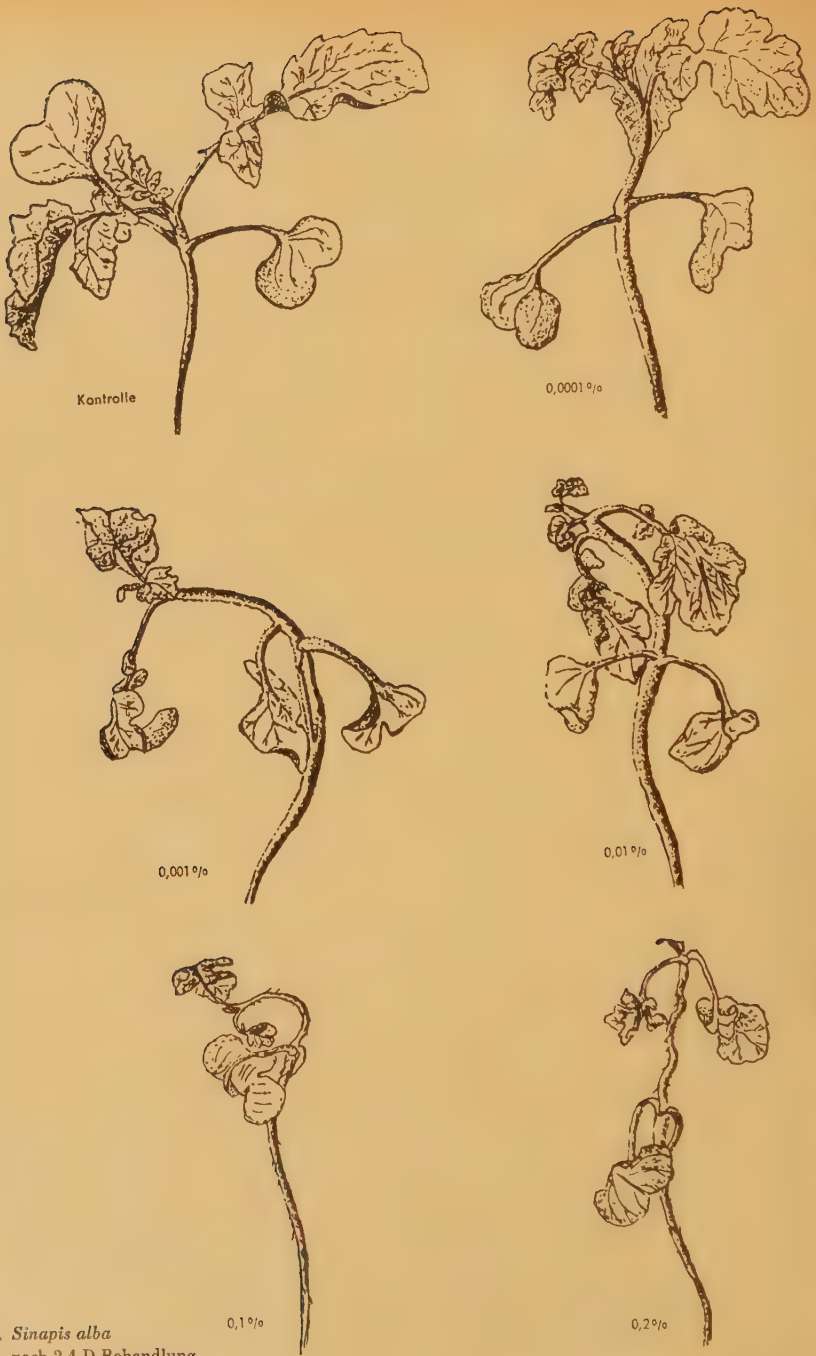


Abb. 1. *Sinapis alba*
nach 2,4-D-Behandlung

steht in Frage. Die Pflanze erholte sich nicht wieder; denn es fand keine Neubildung von Blättern mehr statt und die dunkle Färbung der wenigen assimilierenden Blätter blieb bestehen, bis schließlich die ganze Pflanze abstarb. Kleine Blütenknospen waren verkümmert. Ein paar dieser abgestorbenen Pflanzen wurden stehengelassen und hin und wieder begossen. Nach drei Monaten entwickelten sich am unteren Sproßteil überraschenderweise neue Sprosse mit normalen Blättern. Das Laub oberhalb dieser Seitentriebe war bis auf ein Blatt gänzlich verdorrt und grau.

3. Versuchsreihe:

Methode: Junge Pflanzen von *Solanum tuberosum* wurden mit den Konzentrationen 0,2 %, 0,02 %, 0,002 %, 0,0002 % in der gleichen Art behandelt. Die Sprosse wurden innerhalb von acht Tagen dreimal gespritzt.

Ergebnis: Die Kartoffelsprosse zeigten sich widerstandsfähiger als die bisher behandelten Pflanzen. Der Vegetationspunkt bildete auch bei der Konzentration von 0,2 % neue Blätter aus. Die einzelnen Fiederblättchen waren jedoch sehr klein, schmal und wurstartig eingerollt (Abb. 2a). Bei Anwendung niedrigerer Konzentrationen wurde die Wirkung schwächer. Die Blättchen waren breiter, größer und besser entfaltet. Die Verkleinerung geschah auf Kosten der zwischen den Blattnerven gelegenen Felder der Lamina. Die Blattnerven schienen häufig sogar zahlreicher als bei den Kontrollpflanzen ausgebildet zu sein (Abb. 2b). In manchen Fällen wurde auch die Mittelrippe so stark verbreitert, daß sie fast den Raum der Blattlamina einnahm und das Mesophyll bis auf einen welligen Blattrand verdrängt war (Abb. 2c). Die Assimilationsstärke in den Stengeln war verschwunden.

Die vor der Behandlung fast vollständig ausgewachsenen Blätter fühlten sich nachher hart und brüchig an. Ähnliche Blattdeformationen an Reben

Abb. 2. *Solanum tuberosum* nach 2,4-D-Behandlung

nach 2,4-D-Benetzung beschrieb *Schanderl* (61). *Zimmerman* und *Hitchcock* (81) beobachteten sie an Blättern von Tomate und *Hibiscus* nach Behandlung mit β-Naphthoxyessigsäure. Die Stengel zeigten nur schwache Krümmungen.

4. Versuchsreihe:

Methode: Große, stark verzweigte, aber noch nicht blühende Exemplare von *Chenopodium album* L. wurden im Freiland behandelt.

Ergebnis: Nach einmaliger Spritzung zeigten sie starke Verkrümmungen und kräftige Kallusbildung.

Aus den geschilderten Beobachtungen ergeben sich im wesentlichen drei Merkmale, die auf den Einfluß von 2,4-D zurückzuführen sind:

a) Störung der Wachstumsvorgänge. Das Wachstum wurde entweder völlig aufgehoben oder in anomale Bahnen gelenkt.

b) Anomale Verdickung des Stengels, die häufig mit Aufplatzen der Epidermis und der Bildung tiefer Risse verbunden war.

c) Anomale Verdickung des Blattgrundes.

Diese Erscheinungen sollen nun eingehender untersucht werden, um sie einer ursächlichen Aufklärung näherzubringen. Zu diesem Zweck wurden Schnitte durch die betreffenden Organe angefertigt und unter dem Mikroskop untersucht, ob sich Veränderungen im Gewebe zeigen, die mit dem Bild des Habitus in Zusammenhang zu bringen sind.

2. Kap.: Die Wirkung auf die Gewebe.

a) Störungen der Wachstumsvorgänge im primären Meristem des Vegetationskegels.

5. Versuchsreihe:

Methode: An Keimpflanzen von *Sinapis alba* wurde zehn Tage lang täglich die Umgebung des Vegetationskegels mit einer 0,2%igen 2,4-D-Lösung bepinselt. Die übrigen Pflanzenteile blieben unbenetzt. Die Kontrollpflanzen wurden entsprechend mit Wasser bepinselt.

Ergebnis: Nach zehn Tagen zeigte sich das Bild der Abb. 3. Der Vegetationskegel hatte die Lösung aufgenommen und basipetal abgeleitet. Die Reaktion der ganzen Pflanze entsprach nach zehn Tagen Bepinselung der, die bei anderen Pflanzen nach einmaliger Bespritzung am nächsten Tag auftrat (vgl. 1. Versuchsreihe). Außer den beiden angelegten Blättchen hatten sich keine neuen entwickelt. Die Zellteilung im meristematischen Gewebe wurde nicht beobachtet. Ein hemmender Einfluß auf Kern- oder Zellteilung des primären Meristems ist zu vermuten. Wie aus der zweiten Versuchsreihe hervorgeht, trifft das gleiche für Tomaten zu.

6. Versuchsreihe:

Es ergibt sich die Frage, ob dieses Verhalten für die Funktion als Sproßvegetationspunkt spezifisch ist oder ob es auf die Determinierung als primäres Meristem zurückgeht. Darum soll das zweite primäre Meristem der Pflanze im Wurzelvegetationspunkt untersucht werden, das die gleichen Funktionen wie der Sproßvegetationspunkt an anderer Stelle erfüllt. Es bestände die Mög-

Sinapis alba
Behandlung des Vegetationspunktes
Mit $^1/_{100}$ n 2,4-D.
A Pflanze zu Beginn der Behandlung
Nach 10 Tagen:
B Kontrollpflanze
C Pflanze täglich behandelt

Abb. 3

lichkeit, daß nicht die Zelle selbst primär von dem 2,4-D betroffen wird, sondern daß Außenbedingungen diesen Effekt sekundär bewirken.

Methode: Von mit 0,2%iger 2,4-D-Lösung bespritztem jungem Senf wurden zehn Pflanzen von gleicher mittlerer Größe einige Tage nach der Behandlung vorsichtig aus der Erde herausgewaschen. Zum Vergleich wurden zehn Kontrollpflanzen mit in den Versuch genommen. Nachdem die Wurzeln bei Zimmerluft wieder angetrocknet waren, wurden sie gewogen.

Ergebnis: Die Wägung ergab für die Kontrollwurzeln insgesamt 210 mg, für die der behandelten Pflanzen 140 mg. Diese Gewichtsvergleiche geben einen groben Hinweis für die Hemmung des Wurzelwachstums.

7. Versuchsreihe:

Aus der Methode der vorhergehenden Versuchsreihe ist nicht ersichtlich, ob die geringere Masse der Wurzeln durch Funktionsstörungen des Vegetationspunktes bedingt ist oder ob die Wurzeln durch die verringerte Zufuhr an Assimilaten aus dem erkrankten Sproß im Wachstum aufgehalten wurden. Sproß- und Wurzelvegetationspunkt sollen Bedingungen gegeben werden, die sie von der gegenseitigen Leistung unabhängig machen, und zwar sollen sie als Samen der Wuchsstofflösung ausgesetzt werden. Im Endosperm sind die Nährstoffe gegeben, aus denen sich die Keimpflanze entwickeln kann.

Methode: Je 20 *Sinapis*-Samen wurden in 12 Petrischalen in ein Keimbett von Filtrierpapier gelegt, das mit 5 ccm von verschiedenen 2,4-D-Konzentrationen getränkt war. Zwei Schalen bekamen jeweils die gleiche Konzentration und zwar A: 10^{-3}n, B: 10^{-4}n, C: 10^{-5}n, D: 10^{-6}n, E: 10^{-7}n, F: Leitungswasser. Für jede Konzentration waren also 40 Samenkörner zu beobachten. Nach drei Tagen wurden noch 2 ccm Flüssigkeit zugegeben.

Ergebnis: Nach sieben Tagen waren die Samen zum Teil gekeimt, einige hatten grüne Kotyledonen entwickelt, einige besaßen erst Wurzeln und andere waren noch ungekeimt. Abb. 4 gibt den Entwicklungsstand am Tage

der Auszählung wieder. Die Zahlenwerte sind in nachfolgender Tabelle zusammengestellt:

Konzentration	Keimblätter und Wurzeln	nur Wurzeln	ungekeimt
A 10^{-3}n	6	15	19
B 10^{-4}n	13	9	18
C 10^{-5}n	16	9	15
D 10^{-6}n	23	6	11
E 10^{-7}n	31	3	6
F H_2O	28	3	9

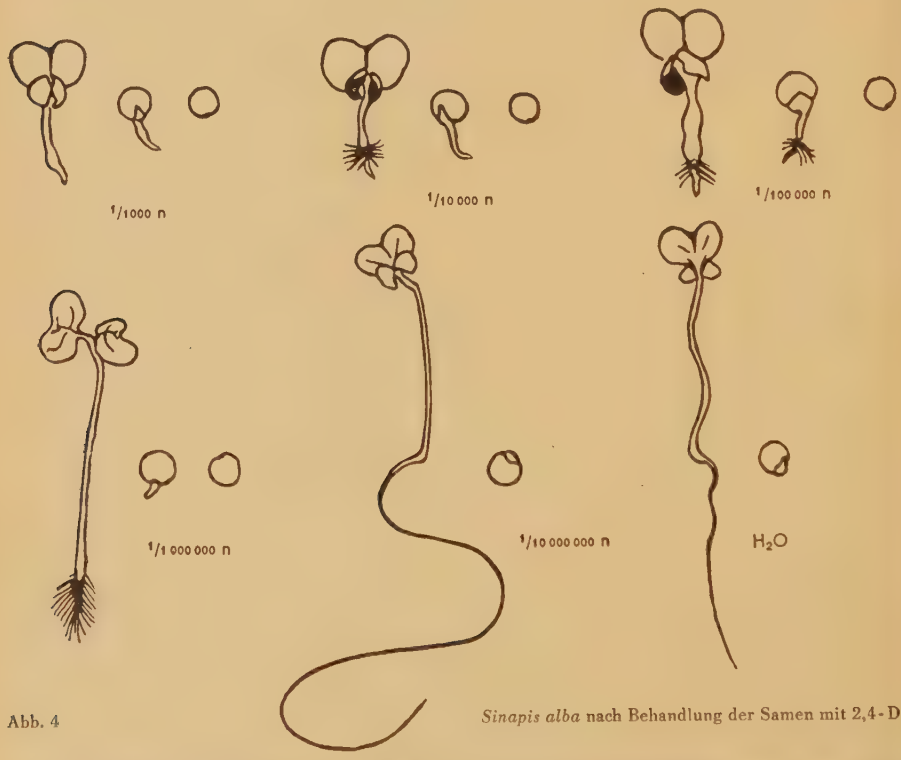


Abb. 4 *Sinapis alba* nach Behandlung der Samen mit 2,4-D

Ein Ergänzungsversuch unter den gleichen Bedingungen wurde mit der Konzentration 10^{-2}n, die etwa 0,2 % entspricht, nachgeholt. Diese Samen waren nach 11 Tagen noch nicht gekeimt, sondern nur gequollen. Eine anschließende Aussaat in Erde bewirkte auch keine Keimung mehr. In den Kontrollschalen keimten die Samen zu 82 %. Auf Abb. 4 erkennt man bei den höheren Konzentrationen eine starke Hemmung des Wurzelwachstums. Oberhalb der Wurzelspitze haben sich Verdickungen gebildet. Das Wurzelwachstum und die Streckung nehmen mit schwächer werdender Konzentration zu, die Anzahl der ungekeimten Samenkörner ab. Aus diesen Ergebnissen kann geschlossen wer-

den, daß 2,4-D eine direkte Wirkung auf die Zelle, den Zellkern oder auf beides ausübt.

b) Anomale Verdickung des Stengels durch Beeinflussung des sekundären Meristems.

8. Versuchsreihe:

Die Sproßachsen von Senf, Tomate und wilder Melde wurden in verschiedenen Höhen geschnitten. Sie ergaben im wesentlichen das gleiche Bild. Als Vertreter der Dikotyledonen haben sie offene Gefäßbündel, das heißt, durch

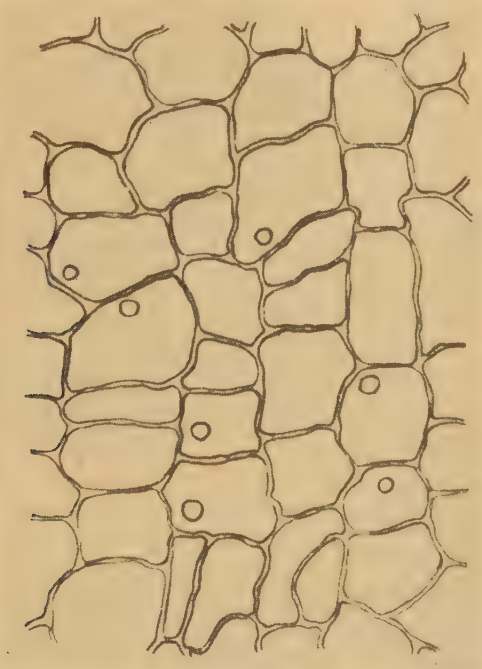


Abb. 5
Querschnitt durch das kambiale Gewebe von *Chenopodium album* nach Behandlung mit 2,4-D

den ganzen Querschnitt läuft ein Ring meristematischen Gewebes, das in den Gefäßbündeln Holz- und Siebteil voneinander trennt. Dieses Gewebe besorgt das Dickenwachstum der Pflanzen, indem es nach innen Zellen abgibt, die zu Holzgefäßen differenziert werden und nach außen Zellen, aus denen Siebzellen entstehen. Die Teilungsfähigkeit ist graduell sehr abhängig von der jahreszeitlichen Periode *(Söding* 67). Diese kambialen Zellen wurden nach der 2,4-D-Behandlung zu intensiver Teilung angeregt. Sie bildeten eine schnell wachsende Schicht, die in der Hauptsache aus kleinen, quadratischen, dünnwandigen Zellen bestand, die nicht differenziert wurden (Abb. 5).

Sie erfuhren auch kein Streckungswachstum. In größeren Abständen lagen Gruppen von netzartig verdickten Holzgefäßen, die aber im Gegensatz zu den normalen Gefäßen in radialer Richtung verliefen (Abb. 6). *Gautheret* (22) kultivierte Gewebsstücke von *Daucus carota* unter verschieden starkem Zusatz

von Wuchsstofflösungen und beobachtete bei einer Konzentration von 10^{-7} und 10^{-8} ebenfalls Bildung von Holzgefäßen, Holzparenchym und radiärer Gefäßbündel, bei denen einmal der Siebteil, zum anderen der Holzteil die Mitte bilden konnte. Die Konzentrationsunterschiede bei diesen und unseren Versuchen ergeben sich aus der verschiedenen Art der Behandlung. Den Gewebestücken war die Lösung in ihrer bestimmten Konzentration zugängig, während nach einer äußerlichen Bespritzung der Pflanze die eingedrungene Menge noch durch den Zellsaft verdünnt wurde.

Bei der Spritzung von 0,0001 % 2,4-D aus der 1. Versuchsreihe zeigte sich eine Neubildung von ganzen Gefäßen, die in dem Gefäßbündelring wohl orientiert waren.

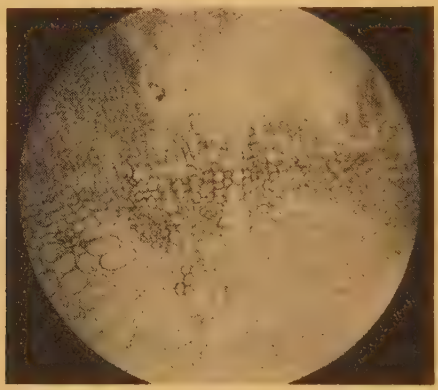
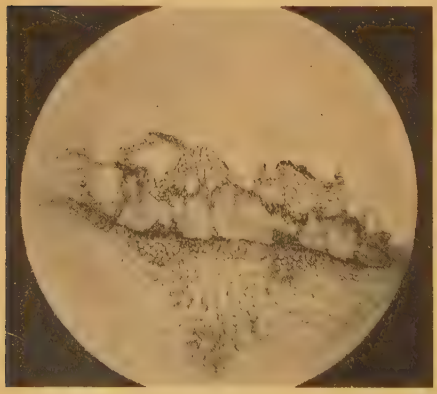


Abb. 6. *Solanum lycopersicum* (Stengelquerschnitt)

Durch die wachsende Kallusschicht wurde der Siebteil eng zusammengedrückt und das Rindengewebe immer mehr zur Peripherie hin verdrängt (Abb. 7, 8).



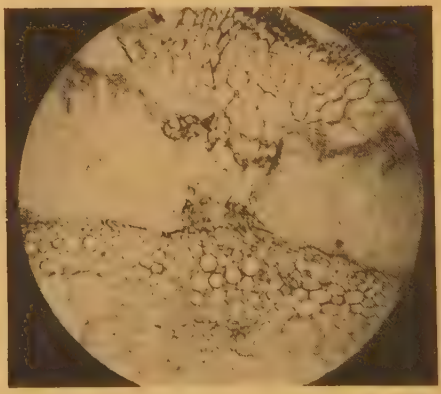


Abb. 7 *Sinapis alba* (Stengelquerschnitt) Abb. 8

Die Epidermis platzte auf, die Rinde trocknete aus und starb ab. Nach einiger Zeit wurde der Zentralzylinder von Kallushügeln umsäumt, die jedoch nicht die Funktionen der Epidermis erfüllen konnten. Das Fehlen einer Kutikula und die Dünnwandigkeit der kleinen Zellen sicherten keinen Transpirationsschutz. Der innere Teil des Zentralzylinders, das Mark und der Holzteil blieben funktionsfähig. Es ist anzunehmen, daß auch der Siebteil seine Funktionen noch erfüllen konnte. Im anderen Fall hätte die Kallusbildung nur im oberen Teil der Pflanze, der gleich von den assimilierenden Blättern mit Baustoffen beliefert wird, vor sich gehen dürfen. Aus der Tatsache, daß das Teilungswachstum auch im unteren Stengelteil weiterging, mußte man schließen, daß die Assimilate noch geleitet werden konnten.

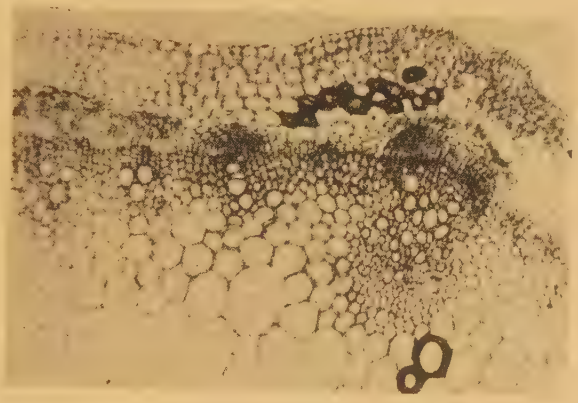


Abb. 9

Sinapis alba, unbehandelt (Stengelquerschnitt)

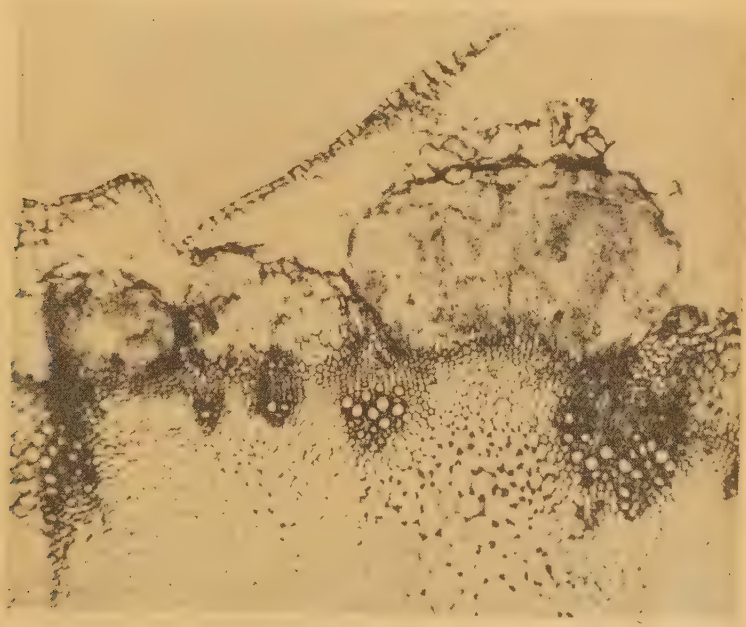


Abb. 10

Sinapis alba, behandelt (Stengelquerschnitt)

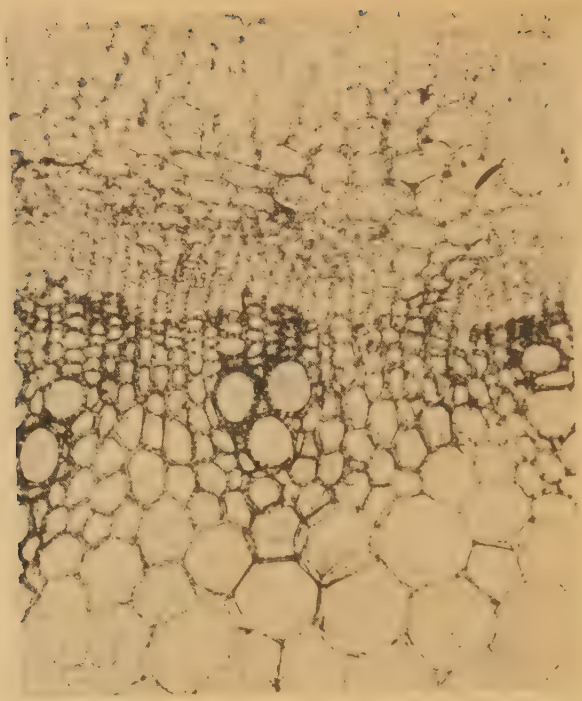


Abb. 11
Ausschnitt aus Abb. 9
stärker vergrößert

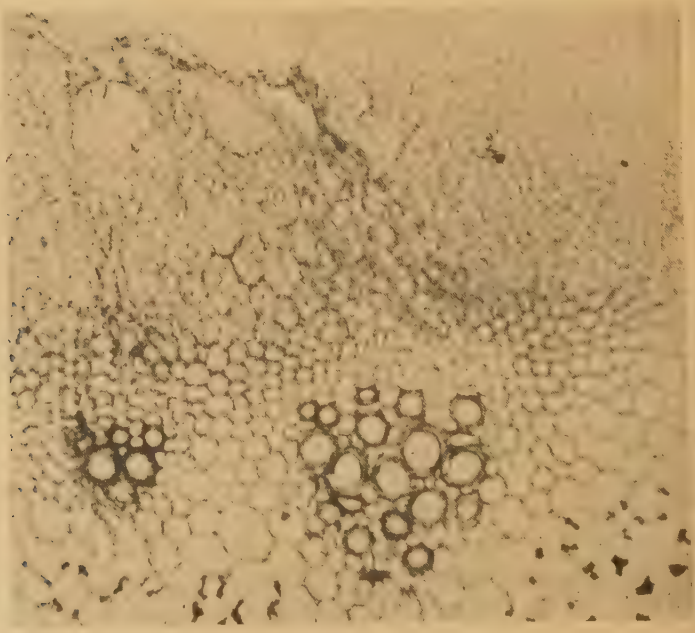


Abb. 12
Ausschnitt aus Abb. 10
stärker vergrößert

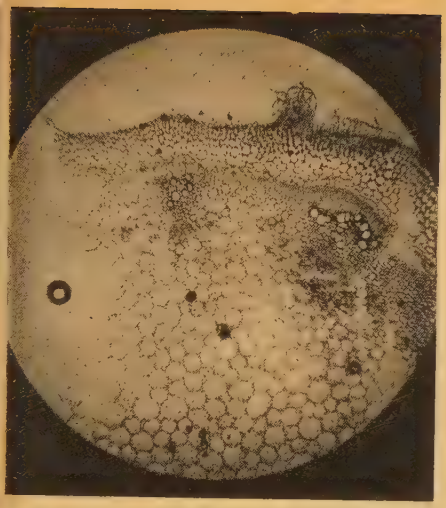
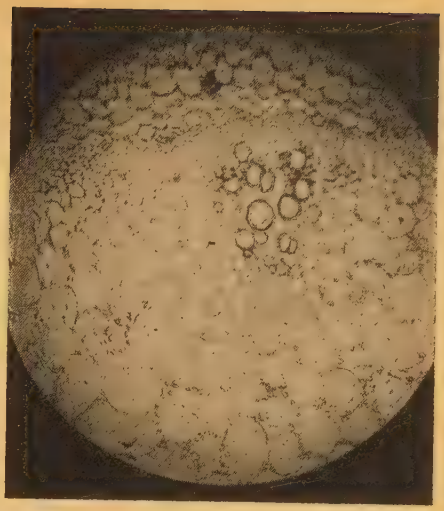


Abb. 13



Sinapis alba, unbehandelt

Abb. 14

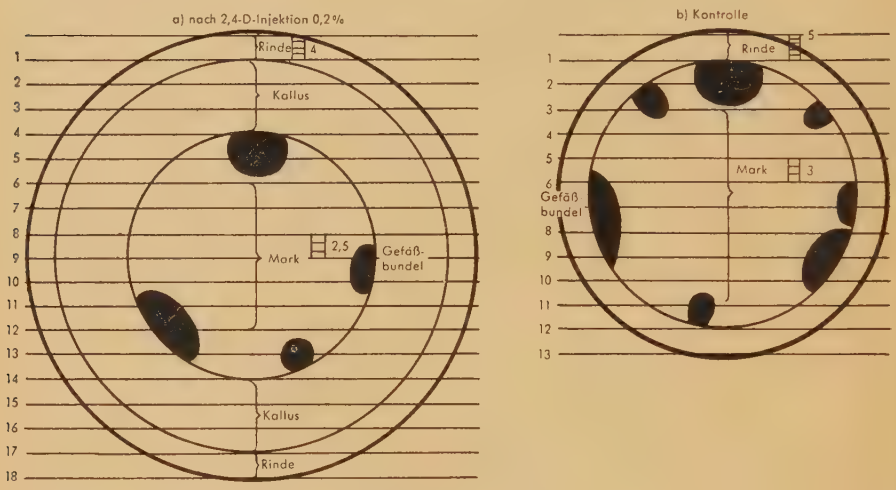
Abb. 15. *Sinapis alba*, behandelt

Die Querschnitte von behandelten Pflanzen erschienen im Umfang größer als die der unbehandelten.

Zur Erfassung der Volumenänderungen in der Sproßachse wurden Querschnitte durch Sproßachsen von Tomaten mit dem Okularmikrometer gemessen. In Abb. 16 sind sie schematisiert dargestellt. Die Einteilung entspricht der des Okularmikrometers. Sie wurde auf der Zeichnung vergrößert wiedergegeben. Das Übersichtsbild wurde mit dem Objektiv 3, die Durchschnittswerte der Mark- und Rindenzellen mit dem Objektiv 10 gemessen. Der Radius der Zeich-

nung a ist fast um ein Drittel größer als der der Zeichnung b. Diese Differenz wird durch die neugebildete Kallusschicht bedingt, die Volumina des Mark- und Rindengewebes sind annähernd gleich geblieben. Sie haben sich in ihrer Ausdehnung nicht verändert. Bei der Messung der Einzelzellen dieser beiden Gewebe ergab sich in beiden Fällen eine geringe Vergrößerung (Angaben unter der Zeichnung a).

Tomate Stengelquerschnitte (schematisch), Sproß unten zwischen 1. und 2. Blatt



	a) behandelt	b) unbehandelt
Durchschnittsgröße der Markzellen:	1,4 ± 0,04	1,2 ± 0,05
Durchschnittsgröße der Rindenzellen:	0,8 ± 0,04	0,7 ± 0,05

Abb. 16

Aus diesen Einzelmessungen geht hervor, daß die Rindenzellen ihr Volumen um ein Siebtel, die Markzellen das ihre um ein Sechstel vergrößert haben. Zur Kontrolle wurde die Anzahl der Mark- und Rindenzellen ausgezählt, die auf einen Abschnitt der Okulareinteilung fallen. Die Zahlen sind in der Zeichnung angegeben. Sie stimmen im Produkt mit den Zellmessungen überein.

Mark:

unbehandelt		behandelt	
Zellgröße	Zellen auf 1 Abschn.	Zellgröße	Zellen auf 1 Abschn.
1,2	3	1,4	2,5
$1{,}2 \times 3 = 3{,}6$		$1{,}4 \times 2{,}5 = 3{,}5$	

Rinde:

unbehandelt		behandelt	
Zellgröße	Zellen auf 1 Abschn.	Zellgröße	Zellen auf 1 Abschn.
0,7	5	0,8	4
$0{,}7 \times 5 = 3{,}5$		$0{,}8 \times 4 = 3{,}2$	

c) Anomale Verdickung des Blattgrundes durch Vergrößerung der Parenchymzellen.

Das Anschwellen des Blattgrundes wurde auch bei Tomaten untersucht, da diese Erscheinung hier besonders auffällig war. Von einer behandelten Tomatenpflanze und einer Kontrollpflanze wurden die fünften Blätter von unten abgeschnitten. Schnitte durch den Blattgrund ergaben unter dem Mikroskop folgende Bilder (Abb. 17):

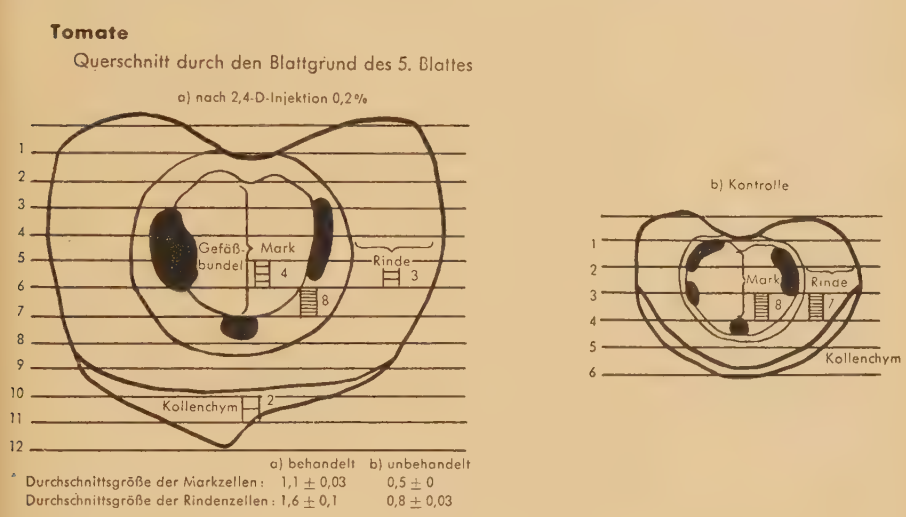


Abb. 17

a) zeigt wieder den Schnitt durch den Blattgrund einer behandelten Pflanze, b) den der Kontrollpflanze. Die Fläche von a) ist ungefähr um ein Dreifaches größer als die von b). (Die anderen Versuchspflanzen wiesen die gleichen Größenverhältnisse auf.) Die Erweiterung erstreckt sich hauptsächlich über den Bereich des parenchymatischen Gewebes. Die Zellen des Mark- und Rindengewebes wurden wie bei den Stengelquerschnitten gemessen und ausgezählt. Die Kontrolle der Messungen stimmte auch hier annähernd:

Mark:

behandelt		unbehandelt	
Zellgröße	Zellen auf 1 Abschn.	Zellgröße	Zellen auf 1 Abschn.
1,1	4	0,5	8
$1{,}1 \times 4 = 4{,}4$		$0{,}5 \times 8 = 4{,}0$	

Rinde:

behandelt		unbehandelt	
Zellgröße	Zellen auf 1 Abschn.	Zellgröße	Zellen auf 1 Abschn.
1,6	3	0,8	7
$1{,}6 \times 3 = 4{,}8$		$0{,}8 \times 7 = 5{,}6$	

Nach diesen Werten waren die vergrößerten Markzellen doppelt so groß wie die normalen und die Rindenzellen noch etwas stärker vergrößert. Mit stärkerer Optik wurde ihr Bau betrachtet. Abb. 18 gibt das einheitliche Bild der Rindenzellen wieder.

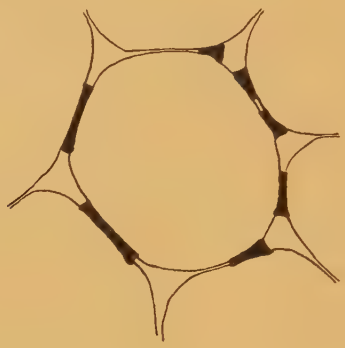


Abb. 18

Es scheint so, als wäre ein Teil der Zellmembranen ringsherum an einigen Stellen zerrissen.

Eine andere Beobachtung war das gänzliche Fehlen von Stärkekörnern in den behandelten Pflanzen. Die Rinden- und Markzellen der Kontrollen waren vollgefüllt mit Stärke, die das Erkennen der Zellwände sehr erschwerte und erst durch Zusatz von Diastaselösung abgebaut werden mußte. Bei den behandelten Pflanzen war kein Stärkekorn zu finden, wohl Plastiden, die mit Jodjodkali keine Stärkereaktion zeigten.

II. Monokotyledonen

1. Kap.: Die Wirkung auf den Habitus.

9. Versuchsreihe:

Methode: 25—30 cm große Haferpflanzen wurden im Gewächshaus mit 2,4-D-Lösung verschiedener Konzentrationen gespritzt.

Ergebnis: Der größere Teil der Lösung rollte in Tropfen an den Blättern herunter. Das Wasser der aufliegenden Tropfen verdunstete, und das Präparat blieb in kristalliner Form an den Blättern haften. Die behandelten Pflanzen standen im Wachstum nicht hinter den Kontrollen zurück. An den Blättern wurden keine Schäden sichtbar. Es muß angenommen werden, daß die Lösung nicht durch die wachshaltige Kutikula in das Blattinnere eindringen konnte. Versuche an Mais, Schneeglöckchen und Meerzwiebel zeigten das gleiche Bild. Sie ließen die Flüssigkeit auf der Oberfläche verdunsten und blieben unbeschädigt.

10. Versuchsreihe:

Methode: Etwa 500 junge Haferpflanzen von ca. 10 cm Höhe wurden in drei verschiedenen Kästen behandelt. In Kasten a wurden Pflanzen und

Boden kräftig mit 0,2%iger 2,4-D-Lösung gespritzt. In Kasten b wurden nur die Sprosse gespritzt, während der Boden unbenetzt blieb. Während der Behandlung war der Kasten hochkant gestellt, so daß sich die Sprosse in horizontaler Lage befanden und ohne Mitbenetzung des Bodens bespritzt werden

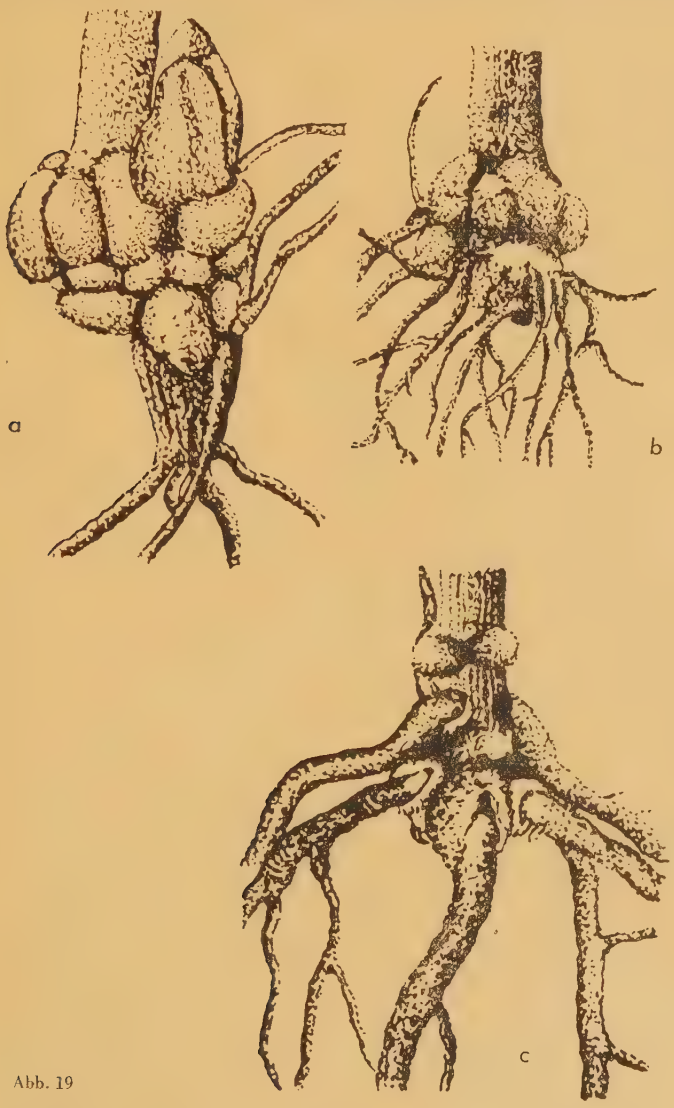


Abb. 19

konnten. Alsdann wurde der Kasten wieder in seine alte Lage gebracht. Mit dieser Anordnung sollte festgestellt werden, ob diejenige Lösungsmenge, die nach der Behandlung an den Sprossen herabläuft, den Wurzeln noch schaden kann. Kasten c blieb unbehandelt.

Ergebnis: Nach fünf Wochen waren die Pflanzen des Kastens a ziemlich gleichmäßig 25 cm hoch, die von Kasten b 30 cm und die Kontrollpflanzen ebenfalls 30 cm hoch. Die Blätter von a und b waren schmaler und härter als die von c. Ihre durchschnittliche Breite betrug 0,3—0,4 cm, die der Kontrollen 0,5—0,7 cm. Die Pflanzen wurden aus dem Boden herausgewaschen und nach Freilegen der Sproßbasis unter dem Binokular untersucht. Die verschiedenartige Gestalt gibt Abb. 19 wieder. Die Pflanzen, die durch den bespritzten Boden die größere Quantität an 2,4-D-Lösung aufnehmen konnten, bildeten zahlreiche Sproß- und Wurzelanlagen aus, die aber im Anfangsstadium verharrten und sich nicht weiter entwickelten (Abb. 19a). Die drei Primärwurzeln des Hafers sind schon bei der Keimpflanze ausgebildet. Ihre Entwicklung stand also nicht unter dem Einfluß von 2,4-D. Die Pflanzen in Kasten b (Abb. 19b) nahmen die Lösung auf, die nach dem Spritzen heruntergerollt war. Sie zeigen ebenfalls Sproß- und Wurzelknospen, jedoch in geringerem Maße als in Kasten a. Das Bild der normalen Wurzelbildung ist in Abb. 19c dargestellt. Die anatomischen Verhältnisse dieser abnormen Gebilde sollen in Kapitel 2 besprochen werden.

11. Versuchsreihe:

Nachdem nun die Wirkung auf die Gestalt der *Avena*-Wurzeln bekannt war, sollte zum Vergleich mit *Sinapis* auch die Reaktion des Sprosses beobachtet werden. Wie schon beschrieben, ist die 2,4-D-Lösung durch Oberflächenbehandlung, im Gegensatz zum Senf, nicht in das Haferblatt hineinzubringen.

Methode: Die Haferpflanzen wurden über der Wurzel abgeschnitten und in Reagenzgläser mit Knopscher Nährlösung, die in verschiedenen Konzentrationen 2,4-D enthielten, gestellt. Jedes Reagenzglas enthielt vier Sprosse. Die Konzentrationen lagen in dezimalen Intervallen zwischen 0,2 % und 0,00 000 002 %. Der pH-Wert der Lösungen war 6,4.

Ergebnis: Nach sechs Tagen waren die Pflanzen in 0,2%iger Lösung gelbgrau und verdorrt, in 0,02 % stark welkend. Bei allen anderen Konzentrationen blieben die Sprosse grün und turgeszent (Abb. 20).

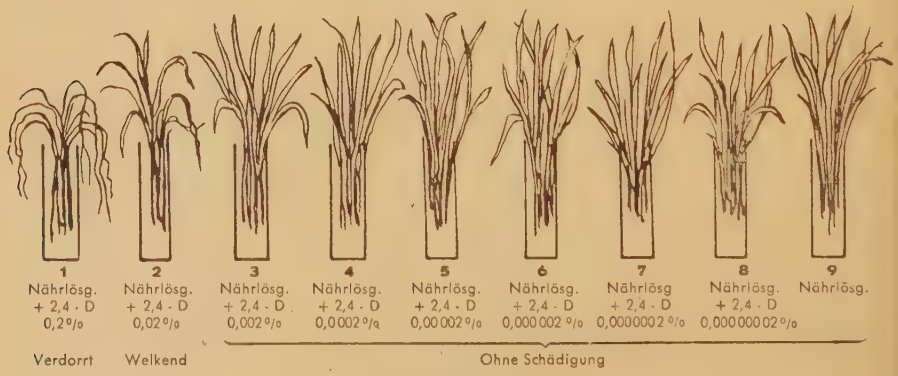


Abb. 20

Mit dieser Methode kann keine Beeinflussung des Wachstums festgestellt werden, da die Vegetationspunkte, die dicht über dem ersten Knoten gelegen sind, durch das Abschneiden der Wurzeln verlorengingen.

12. Versuchsreihe:

Methode: Mit Hilfe einer Injektionsspritze und einer feinen Kanüle von 0,45 mm Gesamtdurchmesser wurden etwa 0,1—0,2 ccm einer 0,2%igen Lösung in den Sproß der Haferpflanze hineingebracht. Die Kontrollen wurden mit der gleichen Menge Wasser injiziert. Der Einstich lag dicht über der Wurzel, dort, wo die Blattscheiden fest ineinandergerollt und noch im Streckungswachstum begriffen sind.

Ergebnis: Das bereits angelegte, noch in Streckung befindliche Blatt wurde beeinflußt und wuchs in spiraligen Windungen, mit der Blattspitze noch in der Blattscheide eines älteren Blattes steckend. Diese Mißbildung muß auf eine Störung im Mechanismus des Streckungswachstums zurückgeführt werden (Abb. 21).

Abb. 21

2. Kap.: Die Wirkung auf die Gewebe.

a) Störungen der Wachstumsvorgänge im primären Meristem des Vegetationskegels.

13. Versuchsreihe:

Bei *Sinapis alba* bestand keine Schwierigkeit in der Behandlung des Vegetationskegels. Die ihn umgebenden Blätter nahmen die aufgepinselte Lösung auf und leiteten sie auch zum Vegetationspunkt hin. In der *Avena*-Pflanze liegt der Vegetationspunkt im Mittelpunkt der Blattscheiden, kurz über dem ersten Knoten, der in der Regel noch von Erde umgeben ist. Damit ist er vor einer direkten 2,4-D-Einwirkung geschützt, zumal, wie bereits erwähnt, die

Haferblätter offenbar für das Präparat undurchlässig sind. Es erhebt sich daher die Frage, ob die geschützte Lage des Vegetationspunktes die alleinige Ursache dafür ist, daß er bei normalen Spritzungen ungeschädigt bleibt, oder ob er sich auch physiologisch anders verhält als der der Dikotyledonen. Es wäre nun wünschenswert, den Vegetationspunkt freizulegen und ihn einer direkten Behandlung zu unterziehen. Doch läßt sich dieses nicht durchführen, ohne dabei die ernährenden Blätter so stark zu verletzen, daß sie absterben. Leider war es auch nicht möglich, isolierte Vegetationspunkte in Gewebekulturen zu halten, da die Bedingungen für steriles Arbeiten fehlten. In dem Bestreben, das Präparat möglichst nahe an den Hafer-Sproßvegetationspunkt heranzubringen, ohne durch mechanische Verletzungen irreversible Schäden zu verursachen, wurde ein anderer Weg beschritten.

Methode: Eine 0,45 mm starke Kanüle einer Injektionsspritze wurde über dem ersten Knoten eingeführt und bis über den Mittelpunkt hinaus durchgestochen. Beim langsamen Zurückziehen wurde die Spritze geleert. Es gelang, 0,1—0,2 ccm in den Sproß hineinzubringen. In acht großen Blumentöpfen wuchsen je acht Haferpflanzen. Als diese 24 Tage alt waren, wurden sie behandelt. Sie waren noch unbestockt. Die Anordnung war folgendermaßen:

1. Topf: Kontrolle, die vor allem den Zeitpunkt der normalen Bestockung angeben sollte.

2. Topf: Die Pflanzen wurden nur mit der trockenen Kanüle angestochen, um die Wirkung des bloßen Wundreizes zu kontrollieren.

3. Topf: Den Pflanzen wurde Leitungswasser injiziert zur Feststellung der Empfindlichkeit gegenüber Injektionen überhaupt.

4.—8. Topf: Die Injektion geschah mit 2,4-D-Lösungen von 0,2, 0,02, 0,002, 0,0002 und 0,00 002 %.

Ergebnis nach sieben Tagen:

1. Topf: Die Kontrollpflanzen waren unbestockt.

2. Topf: Von den trocken angestochenen Pflanzen zeigten sechs Anfänge zu einer Bestockung.

3. Topf: Von den mit Wasser injizierten Pflanzen begann eine mit der Bestockung.

4. Topf: Die Injektion von 0,2 % 2,4-D löste bei allen acht Pflanzen einen kräftigen Ansatz zur Bestockung aus. Das erste Internodium war unter der Blattscheide stark verdickt von zahlreichen neuen Sproßanlagen.

5. Topf: Bei 0,02 % zeigten vier Pflanzen den Beginn zur Bestockung.

6. Topf: Bei 0,002 % bestockte sich eine Pflanze.

7. Topf: Bei 0,0002 % bestockte sich eine Pflanze.

8. Topf: Bei 0,00 002 % bestockten sich vier Pflanzen.

Nach 11 Tagen:	Nach 19 Tagen:	
1. Topf: unbestockt	unbestockt	
2. Topf: 7 bestockt	7 bestockt	
3. Topf: 2 bestockt	3 bestockt	
4. Topf: 8 bestockt	8 bestockt,	oberhalb der neuen Sprosse
5. Topf: 6 bestockt	6 bestockt	zeigten sich zahlreiche
6. Topf: 1 bestockt	1 bestockt	Wurzelanlagen.
7. Topf: 1 bestockt	1 bestockt	
8. Topf: 4 bestockt	4 bestockt	

Die Bestockung der trocken angestochenen Pflanzen in Topf 2 muß auf die Wirkung eines Wundreizes zurückgeführt werden. Bei Topf 4 kam der physiologisch ähnlich wirkende Reiz des 2,4-D hinzu, prägte die Erscheinung viel stärker aus und veranlaßte die Bildung der sproßbürtigen Wurzeln. Hierin besteht ein wesentlicher Unterschied, der allein in der Zahl der bestockten Pflanzen nicht zum Ausdruck kommt.

Nach vier Wochen:

Alle Pflanzen standen in Blüte. Die Seitentriebe der Bestockung waren entweder verdorrt oder im frühen Entwicklungsstadium stehengeblieben. Die Wurzelbildung der Pflanzen, die mit 0,2 % 2,4-D injiziert worden waren, war ebenfalls im Anfangsstadium geblieben. Die meisten Wurzelansätze verbreiterten sich noch etwas und hörten dann ganz auf mit dem Wachstum. Die Ährenbildung erschien normal.

Die letzten Ergebnisse machen wahrscheinlich, daß auch das primäre Meristem von Monokotyledonen durch 2,4-D beeinflußbar ist, wenn es erfaßt wird. Eine starke Sistierung des Wachstums durch Störungen im Vegetationspunkt wurde bei diesen Haferversuchen nicht deutlich. Es besteht ebenso die Möglichkeit, daß das wurzelbildende Gewebe der Sproßbasis ebenfalls getroffen und zur Bildung neuer Wurzeln angeregt wurde. Um diese Möglichkeit auszuschalten, wurden auch mit Hafer Keimversuche gemacht.

14. Versuchsreihe:

Methode: Je 20 unentspelzte *Avena*-Karyopsen wurden in zwölf Petrischalen in ein Keimbett von Filtrierpapier gelegt. Dieses war mit 5 ccm von verschiedenen 2,4-D-Konzentrationen getränkt. Zwei Schalen bekamen jeweils die gleiche Konzentration, und zwar: A: 1/1000 n, B: 1/10 000, C: 1/100 000 n, D: 1 000 000 n, E: 1/10 000 000 n, F: Leitungswasser. Nach zwei Tagen wurden noch 5 ccm Flüssigkeit zugegeben.

Ergebnis: Die Wurzellängen wurden nach 3 und 7 Tagen gemessen und der Durchschnitt berechnet:

	nach 3 Tagen	nach 7 Tagen
A 1/1 000 n	2 mm	2 mm
B 1/10 000 n	3,5 mm	5 mm
C 1/100 000 n	6,5 mm	23 mm
D 1/1 000 000 n	15 mm	57 mm
E 1/10 000 000 n	18 mm	65 mm
F H_2O	18 mm	74 mm

Die Art der Wurzelbildung gibt Abb. 22 wieder.

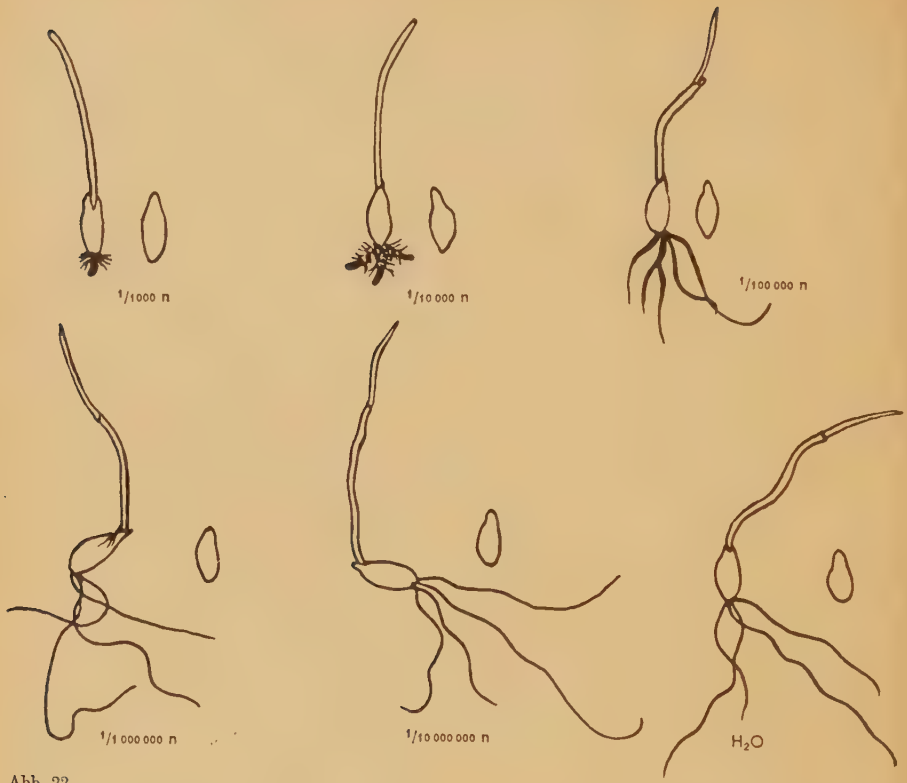


Abb. 22

Die Konzentrationen von 1/1000 n und 1/10 000 n hemmten die Entwicklung der Primärwurzeln stark. Sie waren verdickt und erfuhren kein Streckungswachstum. Bei 1/100 000 n und 1/1 000 000 n war das Wurzelwachstum auch noch gehemmt, bei 1/10 000 000 n war es etwa normal. Nach dem äußeren Erscheinungsbild mag sich 2,4-D sowohl auf das Teilungswachstum als auch auf das Streckungswachstum hemmend auswirken. Die Koleoptilen der mit 1/1000 n behandelten Karyopsen enthielten keine Blätter. Eine direkte Beeinflussung der Keimfähigkeit wurde nicht offenbar, da die Keimzahlen keine Gesetzmäßigkeiten zeigten.

15. Versuchsreihe:

Die Wirkung auf den Vegetationspunkt wurde noch an einer anderen monokotylen Pflanze untersucht, bei der es möglich war, das Präparat an den Vegetationspunkt heranzubringen, ohne den Sproß durch einen Einstich zu verletzen. Hierfür schien *Elodea canadensis* als Wasserpflanze besonders geeignet zu sein. Sie bietet darüber hinaus den Vorteil, in ihrer Ernährung von der Wurzel weitgehend unabhängig zu sein.

Methode: Fünf 2-Liter-Bechergläser wurden als Aquarien eingerichtet. Dem Boden lag eine 4 cm hohe Schicht von ausgewaschenem Sand auf. Hierin wurden je 5 *Elodeen*-Sprosse von 5 cm Länge gepflanzt. In Glas 1 wurde 1 Liter Wasser aufgefüllt, in Glas 2 1 Liter 1/100 n 2,4-D-Lösung, in Glas 3 1 Liter 1/1000 n 2,4-D-Lösung, in Glas 4 1 Liter 1/10 000 n 2,4-D-Lösung und in Glas 5 1 Liter 1/100 000 n 2,4-D-Lösung. Als Kohlendioxydspender dienten in jedem Glas 10 Jungfische (Elritzen). Um der Möglichkeit einer allmählichen Wirkungsbeeinträchtigung des 2,4-D durch etwaige chemische Umsetzungen Rechnung zu tragen, wurde die Flüssigkeit nach 16 Tagen erneuert. Sie waren in allen Gläsern stark veralgt.

Abb. 23

Ergebnis: Die Elodeen wurden zum gleichen Zeitpunkt aus dem Sand herausgezogen und ausgemessen. Die Längenmessung ergab folgende Werte:

Glas 1:	10 cm,	7,8 cm,	8,5 cm,	8,5 cm,	8,5 cm
Glas 2:	10 cm,	8 cm,	9,8 cm,	6,5 cm	
Glas 3:	10 cm,	11 cm,	10 cm,	11 cm	
Glas 4:	8,5 cm,	12,5 cm,	15 cm,	14,5 cm,	11,8 cm
Glas 5:	12,5 cm,	10,5 cm,	13 cm		

In Glas 2, 3, 5 waren Elodeen von den Fischen auseinandergebissen worden, so daß diese Werte verlorengingen. Die Elodeen wurden auf 6 cm zurückgeschnitten und wieder eingesetzt. Nach weiteren 22 Tagen ergab eine erneute Messung folgende Werte:

Glas 1:	12,5 cm,	11 cm,	11 cm,	11 cm,	12 cm
Glas 2:	6,5 cm,	6 cm,	6 cm		

Glas 3:	12	cm,	6	cm,	6	cm,	6	cm	
Glas 4:	7	cm,	6	cm,	6,5	cm,	6,5	cm,	7 cm
Glas 5:	13	cm,	10,5	cm,	11	cm,	13,5	cm,	12 cm

Zwei Pflanzen aus Glas 2 waren in mehrere Stücke zerfallen und konnten nicht gemessen werden. Auch die anderen aus Glas 2 und Glas 3 zerfielen leicht an den Nodien. Die Sproßspitzen der Pflanzen, die 2,4-D aufgenommen hatten, waren alle gekrümmt und hatten gedrehte Blätter. Die Bilder, die sich unter dem Binokular boten, sind in Abb. 23 wiedergegeben. Keine Pflanze war verfault, wohl nahmen die aus Glas 2 eine graue Färbung an, wurden schlaff und welkten langsam. Bei 5, 4, 3, 2 war die Zone hinter dem Vegetationskegel rundlich verdickt. Die Blätter saßen dort sehr dicht aufeinander und waren schmäler.

b) Störungen im Verhalten der wurzelbildenden Gewebe.

16. Versuchsreihe:

Methode: Die behandelten Haferpflanzen der 2. Versuchsreihe aus den Kästen a und b zeigten eine starke Ausbildung von Wurzelansätzen, die aber im ersten Entwicklungsstadium stehenblieben. Abb. 24 zeigt den Querschnitt durch die Sproßbasis einer Pflanze aus Kasten a, die durch die Wurzel die größere Menge an 2,4-D-Lösung aufgenommen hat. Um den Zentralzylinder herum haben sich Wurzelanlagen in radiärer Anordnung gebildet. Normalerweise werden Seitenwurzeln im Perizykel angelegt. Es ist wahrscheinlich, daß auch diese Wurzelbildungen vom Perizykel ausgehen. Bei einigen Wurzelanlagen läßt sich eine schwache Differenzierung in Plerom und Periblem erkennen. An das Dermatogen und Kalyptrogen schließt sich das gleiche kallusartige Gewebe an, wie es im Stengel der Dikotyledonen vom Kambium gebildet wurde. Die anderen Gebilde lassen keinen Wurzelcharakter erkennen, denn sie bestehen nur aus diesen kleinen Kalluszellen. Es wurde also nur eine starke Zellteilung ausgelöst, während das normale Differenzierungswachstum ausblieb.

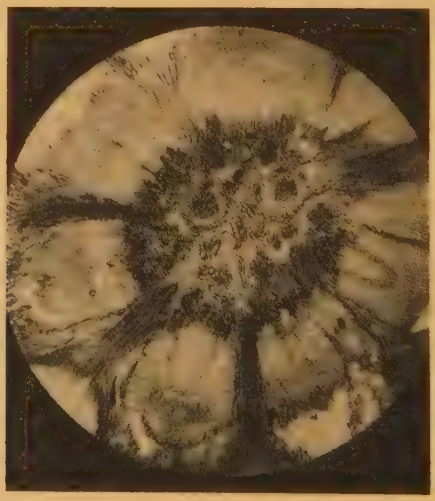


Abb. 24
Querschnitt durch die Sproßbasis von *Avena sativa*, 2,4-D-behandelt, Kasten a

Es ist nicht ersichtlich, ob eins der drei teilungsfähigen Gewebe, der Perizykel, das Dermatogen oder das Kalyptrogen allein zur Teilung angeregt wird. *Carlton* (16) berichtet von Seitenwurzelbildung bei *Allium*, das mit Naphthylessigsäure behandelt wurde. Diese Wurzelbildung nahm von Endodermis und Perizykel ihren Ausgang.

Der Querschnitt durch die Pflanzen aus Kasten b zeigt im ganzen das gleiche Bild (Abb. 25). Die Differenzierung der Gewebe ist ein wenig deut-

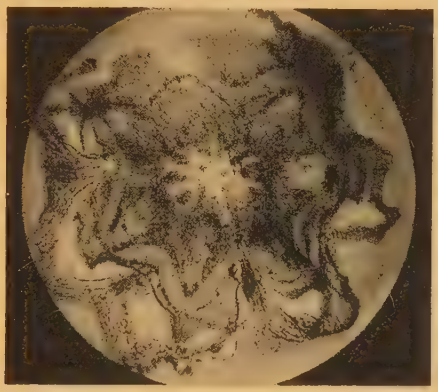


Abb. 25
Kasten b

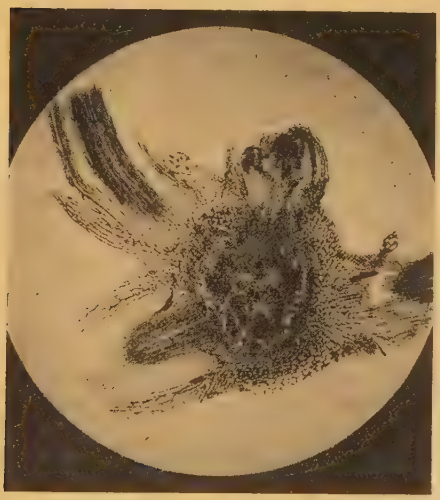


Abb. 26
Kasten c

licher. Das Streckungswachstum ist auch hier noch unterbunden. Die Lösungsmenge, die nach der Spritzung an den Sprossen herabgelaufen ist, hat also genügt, um diese Reaktion hervorzurufen.

Abb. 26 zeigt den Schnitt durch eine unbehandelte Pflanze. Die Seitenwurzeln bestehen auch in der Anlage schon aus langgestreckten Zellen und sind deutlich differenziert. Auch sind sie weniger zahlreich angelegt als bei den behandelten Pflanzen.

III. Besprechung der Ergebnisse, das Verhalten der Monokotyledonen und Dikotyledonen im Vergleich

Aus den Versuchsreihen 1—8 ergab sich die große Empfindlichkeit der Dikotyledonen gegenüber 2,4-D. Es wird versucht, den Vorgang in der Pflanze so darzustellen, wie er auf Grund der vorliegenden Beobachtungen am nächsten liegt.

Nach der Spritzung wird die Lösung von den Blättern aufgenommen (*Weaver, de Rose* 78). Dieser Vorgang darf auch nach den Untersuchungen von *Hallier* (32) als sicher angenommen werden. *Hallier* stellte fest, daß alle Haare und Drüsenhaare von *Pelargonium* die großen Farbmoleküle von rotem Kirschsaft und Indigoschwefelsäure aufnehmen und in die Oberhautzellen der Blattober- und -unterseiten weitergeben. Von dort wanderten sie auf der Rückseite der Blätter durch das chlorophyllfreie Gewebe längs der Nerven und wurden von allen Elementen der Gefäßbündel aufgesogen. Diese Beobachtungen ergaben sich auch bei Versuchen mit anderen Pflanzen und dürfen daher wohl verallgemeinert werden. *Stadler* (68) und *Radtke* (57) geben an, daß Nektarien durch die Kutikula sezernieren, und zwar auch solche Lösungen, die große Rohrzuckermoleküle enthalten. Das Molekulargewicht von Rohrzucker ist 342, das des 2,4-D-Na-Salzes 243. Es darf daher angenommen werden, daß das 2,4-D-Na-Salz ebenso durch Kutikula und Membranen dringt wie Rohrzucker und die Farbmoleküle von rotem Kirschsaft und Indigoschwefelsäure. Die Gefäße leiten die Lösung in die verschiedenen Gewebe der Pflanze, die jeweils ihre spezifischen Reaktionen zeigen und dadurch den Habitus der Pflanze stark verändern. Schon wenige Stunden nach der Behandlung krümmen sich die Sproßachsen und zeigen die Blätter starke Epinastien. Die Verkrümmungen werden durch Störungen im Streckungswachstum der äußeren Zellschichten ausgelöst, ebenso die Epinastie der Blätter.

Nach *Pohl* (54) lösen geringe Konzentrationen von Heteroauxin im *Avena*-Test eine Permeabilitätserhöhung des Plasmas für Wasser aus. Hohe Konzentrationen (2×10^{-5} %) erniedrigen die Permeabilität des Plasmas und ersetzen sie durch Elektroosmose. Durch das gesteigerte Eindringen von Wasser strecken sich vor allem die Epidermiszellen ungleichmäßig stark an verschiedenen Stellen des Stengels und lassen so die unregelmäßigen Krümmungen entstehen. Die starken Gebrauchskonzentrationen von 2,4-D (0,2 % und 0,1 %), die die Pflanzen zum Absterben bringen, lassen den Verlauf dieser physikalischen Vorgänge nicht mehr zu und wirken sich durch ihr massives Verhalten als Plasmagift aus. Wenn bei Dikotyledonen und Monokotyledonen 2,4-D in toxischer Dosis in den Sproß gebracht wird, ist die Reaktion bei beiden Gruppen die gleiche (Versuchsreihe 1 und 11). Ebenso konnte auch bei Monokotyledonen eine Störung im Streckungswachstum beobachtet werden (Versuchsreihe 12). Die injizierte Lösung drang in geringerer Menge in den Sproß als bei den abgeschnittenen Sprossen, die direkt in der Lösung standen und das Präparat mit dem Saftstrom aufnahmen. Diese geringe Menge wurde in der Haferpflanze noch verdünnt und konnte daher nicht toxisch wirken, sondern nur die anomale spiralige Ausbildung eines Blattes veranlassen. Die inneren Voraussetzungen, d. h. die Reaktion des Plasmas und die darauffolgenden schweren Störungen im physiologischen Geschehen, sind also bei Monokotyledonen und Dikotyledonen die gleichen.

Wenn die 2,4-D-Lösung in das Kambium des Stengels eingedrungen ist, werden dort lebhafte Zellteilungen ausgelöst, die bei einer Endkonzentration

in den Zellen von 10^{-8} und 10^{-7} zu einer Differenzierung zu Holzgefäßen, Holzparenchym und Siebröhren führen. Mit steigender Konzentration verstärkt sich die Neubildung der Zellen. Differenzierungs- und Streckungswachstum dieser Zellen werden gehemmt und fast unterbunden. *Gautheret* (21) stellt nach seinen Versuchen an der Karotte in Gewebekulturen mit Heteroauxinzusatz die graduelle Wirkung folgendermaßen fest:

1. Bei einer Konzentration von 0,01 % Heteroauxin zerfallen die Zellen, die in der Nachbarschaft des Substrates liegen.
2. Bei 0,001 % vergrößern sich die Elemente der peripheren Region.
3. Bei 0,0001 % zeigt sich eine rhizogene Wirkung.
4. 0,00 001 % löst Neubildung von Gefäßparenchym aus, das unregelmäßig verstreut liegt.
5. 0,000 001 % zeigt noch eine schwache kambiogene Wirkung.

Diese Konzentrationsangaben können nicht mit denen unserer Versuche verglichen werden, da sie in den Gewebekulturen den Objekten in der angegebenen Konzentration direkt zugänglich waren, während die durch Spritzung ganzer Pflanzen aufgenommene Konzentration in den Gefäßen und Zellen noch verdünnt wurde. Außerdem ist nach *Gautheret* (24) die Wirkkraft des 2,4-D etwa 100mal größer als die des Heteroauxins.

Die angeregte Zellteilung ist nicht unbegrenzt. Der Kallus verdichtet sich und verhärtet bei der Tomate. Die Gefäße im unteren Sproßteil scheinen ihre Funktion erfüllen zu können und nehmen aus den Assimilaten eines einzigen überlebenden Blattes den Baustoff zur Ausbildung neuer Seitensprosse. Für dieses Verhalten können zwei Erklärungen gegeben werden. Entweder kann die Zellteilung nach dem Absterben der Blätter aus Mangel an Baustoffen nicht mehr unterhalten werden, oder das 2,4-D wird bei der Zellteilung mit verbraucht, chemisch verändert oder ausgeschieden. Die letzte Annahme dürfte der Wirklichkeit näherkommen, da es im Falle zeitlich unbegrenzter Wirksamkeit in der Pflanze die primären meristematischen Gewebe an der Ausbildung neuer Sprosse hindern würde. Diese Wucherungen des kambialen Gewebes konnten bei Getreidesprossen und den anderen Monokotyledonen nicht beobachtet werden. Die Erklärung dafür ist sehr einfach, wenn man bedenkt, daß Monokotyledonen kein Dickenwachstum haben. Die Gefäßbündel sind geschlossen und besitzen keinen Kambiumring, der wie bei den Dikotyledonen zu solchen Reaktionen veranlaßt werden könnte. Die Voraussetzung für diese Reaktion ist also nicht bei beiden Gruppen gegeben. Die wurzelbildende Zone zeigt ein gleiches physiologisches Verhalten wie das Kambium der Dikotyledonen. Die teilungsfähigen Zellen, vermutlich die des Perizykel, lassen sich ebenso zu verstärkten Teilungen anregen. Es besteht also nur ein gradueller Unterschied. Das Streckungswachstum ist auch hier unterbunden. Eine normale Differenzierung in Plerom, Periblem, Kalyptrogen und Dermatogen ist nur schwach angedeutet. Eine normale Wurzelbildung wird verhindert, darum wird die ganze Pflanze höchstwahrscheinlich wegen unzureichender Nährstoffzufuhr in ihrer Entwicklung gehemmt.

Das primäre Meristem im Vegetationskegel verhält sich bei Monokotyledonen und Dikotyledonen grundsätzlich gleich. Die Koleoptilen der mit 1/1000 n und 1/10 000 n 2,4-D-Lösung behandelten Karyopsen in der 11. Versuchsreihe enthielten keine oder nur sehr kurze Blätter, während die ersten Blätter der

anderen Karyopsen die Koleoptilen schon durchbrochen hatten. Es scheint, daß die Vegetationskegel hier ebenso am Teilungs- oder Plasmawachstum oder an beidem gehindert wurden wie bei Dikotyledonen (5. Versuchsreihe). Die Hemmung des Knospenwachstums von Kartoffelkeimen nach Behandlung mit Dämpfen der Naphthylessigsäure beschreibt *Guthrie* (30). Eine Verschiedenheit der beiden Gruppen liegt in der mehr oder weniger geschützten Lage des Vegetationspunktes begründet. Bei den meisten zweikeimblättrigen Pflanzen sitzt er an den Sproßspitzen, umhüllt von jungen Blättern. Bei unserer Versuchspflanze, dem Senf, war er durch die lockere Umhüllung der Blätter und durch deren gute Aufnahmefähigkeit für wässerige Lösungen gut zu erfassen. Der Vegetationskegel der Gräser liegt aber meist noch im Erdboden, über dem ersten Nodium. Er ist dicht eingeschlossen von den umgebenden Blattscheiden, die Wasser weder kutikulär noch durch Zwischenräume einlassen. Daß eine Haferpflanze auch nach einer Sproßspritzung normale Blätter ungehemmt entwickeln kann, erklärt sich aus der Tatsache, daß das meristematische Gewebe bei der Spritzung nicht getroffen wird.

Es ist überraschend, daß meristematische Gewebe nach Zugabe eines synthetischen Wuchsstoffes unterschiedliches Verhalten zeigen. Während die primären Meristeme wahrscheinlich mit einer Hemmung des Plasmawachstums oder einer Sistierung der Kernteilungen oder mit beidem antworten, teilen sich die sekundären Meristeme sehr lebhaft und zeigen auch ein starkes Plasmawachstum. Es wäre interessant, beide Meristemarten in Gewebekulturen zu behandeln und Kernteilungen und Plasmawachstum zu beobachten. Diese Versuche konnten jedoch nicht durchgeführt werden, da keine Voraussetzungen für steriles Arbeiten gegeben waren. Es kann hier nur versucht werden, eine Hypothese zur Erklärung aufzustellen: Die Größe der Kerne im embryonalen und im sekundären Teilungsgewebe ist sehr voneinander verschieden. Die embryonalen Meristemzellen enthalten große Kerne, die fast das ganze Zellumen einnehmen und in gefärbtem Zustand mit dem normalen Mikroskop gut sichtbar sind. Die Kerne des kambialen Gewebes sind sehr klein, entsprechend ihrer Zellgröße und lassen sich mikroskopisch kaum erkennen. Wenn man nun annimmt, daß der Kern als Regulator der Lebensvorgänge in der Zelle auch die natürlichen Wuchsstoffe enthält und die Quantität dieser Stoffe im Verhältnis zur Kerngröße steht, so enthalten die Kerne des embryonalen Meristems eine größere Menge an Wuchsstoffen als die Kerne des sekundären Meristems. Liegt die größere Menge im Optimum, so kann eine äußere Zufuhr von Hormonen keine Beschleunigung der Zellteilung hervorrufen, sondern nur eine Hemmung. Die Kerne des Kambiums enthalten erklärlicherweise die kleinere Menge an Wuchsstoff; denn das Dickenwachstum vollzieht sich nicht mit der gleichen Geschwindigkeit wie das Längenwachstum. Darum können diese Kerne eine Quantität enthalten, die weit unter der des Optimums liegt. Jede zusätzliche Hormongabe würde sie näher an das Optimum bringen, was sich nach außen hin als eine steigende Bereitschaft zur Zellteilung zeigt. Über die Abhängigkeit der Gewebedifferenzierung von der zugeführten Konzentration kann nichts gesagt werden, da der Mechanismus des Differenzierungswachstums noch unbekannt ist.

Zur Vervollständigung des Bildes wird eine Arbeit von *Arvy* und *Lhoste* (3) angeführt, die über die Beeinflussung der Blütenbildung beim Getreide durch 2,4-D berichtet. Es wurden im März sechs- bis siebenblättrige Pflanzen von 20 cm Höhe mit einer 0,2%igen und 0,15%igen wässerigen 2,4-D-Lösung behandelt. Dabei zeigten sich bis zur Blütenbildung keine Veränderungen des Er-

scheinungsbildes. Bei der Ährenbildung traten dann allerdings wesentliche Unterschiede auf (Abb. 27). Die Ähren der behandelten Pflanzen waren unvollständig in der Anordnung der Ährchen und im ganzen kürzer als die der Kontrollpflanzen. Die Internodien waren nicht normal gestreckt und ließen die Ähren als Köpfchen erscheinen.

Abb. 27. Deformierte Weizenähren nach 2,4-D-Behandlung, links Kontrolle. (Nach Arvy und Lhoste [3])

Diese Erscheinung fanden wir ebenso an den Sproßspitzen von *Elodea canadensis* (15. Versuchsreihe). Eine Hemmung der Blütenbildung und Anomalien in ihrer Ausgestaltung wurden auch bei Dikotyledonen beobachtet. *Wurgler* (70) benutzte Zweige von *Prunus persica* und brachte an ihnen Pastenringe an, die 2,4-D enthielten. Hauptsächlich die Blüten oberhalb dieser Ringe zeigten starke Deformationen: der Fruchtknoten kam im Extremfall nicht mehr zur Entwicklung, die Stempel waren bis auf 1—2 mm verkürzt, die Staubblätter ebenfalls stark reduziert und die Blütenblätter schmal-lanzettlich und gezähnt. In eigenen Versuchen wurde an Tomaten und Senfpflanzen Verkümmerung der Blüten und Blütenknospen festgestellt.

Die bisherigen Vergleiche haben ergeben, daß die inneren Voraussetzungen für alle Reaktionen auf 2,4-D, mit Ausnahme des Dickenwachstums im Sproß bei Monokotyledonen und Dikotyledonen gleich sind, daß also wesentlich die mehr oder weniger geschützte Lage der reaktionsfähigen Gewebe das unterschiedliche Verhalten von Monokotyledonen und Dikotyledonen bedingt.

Eine weitere wesentliche Ursache wird auch darin gesehen, daß durch die graduell sehr verschiedene Benetzbarkeit der Blätter die Lösung bei den Dikotyledonen mehr oder weniger vollständig haftenbleibt und von den Blättern aufgenommen werden kann, während sie bei den Monokotyledonen an der glatten und haarlosen Kutikula herabläuft und in vereinzelten Tropfen auf den Blättern sitzenbleibt. Diese Tropfen verdunsten und hinterlassen das 2,4-D-Na-Salz in weißen Kristallen. Offenbar vermag das Präparat nicht durch die Kutikula in die Blätter der Monokotyledonen einzudringen. Messungen der Blattbenetzbarkeit ergaben nach persönlicher Mitteilung von *Linskens* folgende Werte:

	Blattoberseite	Blattunterseite
Avena sativa (14 Tage alte Keimpflanzen)	155 ± 3	155 ± 3
Sinapis alba (3 Wochen alte Pflanzen, Primärblätter)	36 ± 2	85 ± 5

Diese Zahlenwerte ergeben sich aus der Messung des Randwinkels der Flüssigkeit an der Oberfläche. Dabei bestimmen Werte größer als 100 Grad nicht benetzende Oberflächen, Werte kleiner als 100 Grad gut benetzende Oberflächen und Werte von 0 Grad vollkommen benetzende Oberflächen.

Die Tatsache, daß der Hafersproß durch eine ausschließliche Sproßspritzung keinen Schaden erleidet, beruht primär auf der schlecht benetzbaren Kutikula der Blätter. Dringt das Präparat jedoch durch die Wurzel oder eine Schnittfläche am Sproßgrund in die Pflanze ein, so sind die Schädigungen denen der Dikotyledonen gleich, zum Teil abgewandelt entsprechend den unterschiedlichen morphologischen und anatomischen Verhältnissen.

C.

2,4-D in seiner Einwirkung auf den Stoffwechsel der Pflanzen

I. Beobachtungen von Stärkemangel bei behandelten Pflanzen

Ein äußerlich sichtbares und erstes Anzeichen einer solchen Beeinflussung war das Verschwinden der Stärke im Rinden- und Markgewebe der Sproßachsen von Tomatenpflanzen (vgl. 8. Versuchsreihe). Kartoffelpflanzen, die ebenfalls reich an Stärke sind, wurden nach dem gleichen Gesichtspunkt untersucht.

Methode: Von acht Kartoffelpflanzen wurde jeweils eine Hälfte der etwa 7—18 cm langen Sprosse unbehandelt gelassen, die andere Hälfte mehrmals mit einer 0,2%igen 2,4-D-Lösung bepinselt und markiert. Unbehandelte und behandelte Sprosse waren auf der gleichen Knolle vereinigt.

Ergebnis: Nach drei Tagen zeigten Querschnitte durch unbehandelte und behandelte Sprosse unter sich einheitliche Bilder. Die Sprosse wurden unten, in der Mitte und oben kurz unter den jüngsten Blättern geschnitten. Nach Zugabe von Jodjodkali-Lösung wurden die Schnitte mikroskopisch auf ihren Stärkegehalt geprüft. Bei den Kontrollen befand sich in den unteren

Teilen der Sproßachsen durchweg keine Stärke. Bei den Schnitten durch die Mitte der Sproßachsen lagerte die Stärke hauptsächlich im Markparenchym. Im oberen Teil enthielt hauptsächlich die Rinde Stärkekörner. Alle Sproßachsen der bepinselten Sprosse waren stärkelos.

Diese Erscheinungen finden eine Bestätigung durch *Wurgler* (79). Er berichtet von der Wirkung des 2,4-D auf Zweige von *Prunus persica.* Neben anderen Beobachtungen stellte er den Abbau der Stärke in den Markstrahlen der behandelten Zweige fest.

Zweifellos greift 2,4-D in das normale physiologische Geschehen der Pflanze ein und lenkt es in anomale Bahnen. Doch läßt sich über die Tatsache des Stärkeschwundes hinaus noch nicht sagen, wo der Wirkstoff angreift und welche Teilprozesse er beeinflußt. Zur Beantwortung dieser Frage sind zahlreiche Möglichkeiten denkbar. Im folgenden soll nun versucht werden, einige Teilprozesse experimentell zu erfassen, um die Zahl der Möglichkeiten einzuengen. Es sollen drei Erklärungen bedacht werden:

I. Die Stärke wird in anomaler Weise hydrolysiert oder die normale Hydrolyse wird verstärkt. Eine Veränderung der Fermentaktivität durch 2,4-D könnte die Ursache sein. Die gleichzeitig auftretenden Erscheinungen von Stärkeschwund und erhöhter Turgeszenz der Zellen läßt auf eine anregende Wirkung auf den Verzuckerungsprozeß schließen.

II. Andere Prozesse werden durch 2,4-D angeregt und führen zu einem erhöhten Zuckerverbrauch, der eine Beschleunigung der Stärkehydrolyse nach sich zieht. Die durch 2,4-D bedingte verstärkte Kambiumtätigkeit erfordert größere Mengen an Bau- und Betriebsstoffen. Ebenso kann durch eine Anregung der Atmung ein erhöhter Bedarf an Zucker entstanden sein.

III. Die Stärke wird in normaler Weise hydrolysiert. Durch die 2,4-D-Wirkung wird der Aufbau neuer Assimilationsstärke unterbunden und die Assimilationsleistung erhöht.

Natürlich wären auch verschiedene Kombinationen dieser Möglichkeiten denkbar.

II. Zur Frage einer Einwirkung auf die Aktivität der diastatischen Fermente

Eine Aktivitätsänderung der Fermente kann direkt einer Lösung ihrer Eiweißkomponente aus adsorptiven Bindungen entspringen. Ebenso kann ihre Aktionsfähigkeit auf dem Umweg über das Plasma beeinflußt werden, wobei der Plasmazustand der Zelle durch Schaffung oder Zerstörung intraplasmatischer, semipermeabler Wände physikalisch verändert wird und den Abbau der Stärke auslöst *(Bünning* 15).

Um die Möglichkeit der unmittelbaren Einwirkung auf diastatische Fermente zu prüfen, wurde der folgende Versuch durchgeführt:

1. Kap.: Der Stärkeabbau in vitro bei Gegenwart von 2,4-D.

Methode: Lösliche Stärke wurde in bestimmten Wassermengen aufgeschwemmt und im Wasserbad von 83—85° C unter ständigem Umrühren vollständig verkleistert. Der noch leichtflüssige Kleister wurde bei einer Versuchsreihe zu gleichen Teilen in Reagenzgläser gefüllt und nach Erkalten mit

gleichen Teilen 2,4-D-Lösung verschiedener Konzentration, bzw. Wasser zur Kontrolle, und Diastaselösung (reine Diastase von *Merck*, Darmstadt) gemischt. Sämtliche Lösungen wurden mit doppelt destilliertem Wasser angesetzt. Wenn erforderlich, wurde vor dem Diastasezusatz eine pH-Messung eingeschoben. Die Diastaselösung stand vor dem Versuchsbeginn mehrere Stunden bei 21° C im Thermostaten, um eine vollständige Lösung der Diastase zu gewährleisten. Sie wurde dem Reaktionsgemisch zuletzt zugegeben und mit ihm durch Schütteln gut gemischt. Dieser Zeitpunkt wurde als Versuchsbeginn notiert. Der Satz der Reagenzgläser blieb dann bei konstanter Temperatur im Thermostaten und wurde zu jeder Probeentnahme für 2—3 Minuten herausgenommen. Die Prüfungen mit Jodjodkali erfolgten in regelmäßigen Zeitabständen, je nach Versuchsdauer. Als Prüfgefäße dienten Reagenzgläser gleicher Art und Ausmaße. In jedem wurde 1 ccm des zu prüfenden Reaktionsgemisches mit einem Tropfen n/30 Jodjodkali-Lösung versetzt und die Farbreaktion notiert. Nach *Abderhalden* (2) gibt die Farbreaktion Aufschluß über die jeweilige Phase des Dextrinierungs- und Verzuckerungsprozesses der Stärke. Die dabei auftretenden Farbstufen sind in der nachfolgenden Tabelle unter Zuordnung frei gewählter Zahlenwerte wiedergegeben:

1	= Dunkelblau	= Stärke
1,5	= Dunkelblau — Dunkelviolett	
2	= Dunkelviolett	
3	= Violett	= Amylodextrin
3,5	= Violett — Dunkelweinrot	
4	= Dunkelweinrot	
5	= Weinrot	
6	= Rot	= Erythrodextrin
7	= Hellrot	
8	= Braun	
9	= Hellbraun	
10	= Dunkelgelb	
11	= Hellgelb	= Achroodextrin — Maltose

Zu Vergleichszwecken konnten Standardfarblösungen mit entsprechenden Tönungen hergestellt werden, indem Stärke- bzw. verschieden starke Dextrinlösungen mit Jodjodkali-Lösung versetzt wurden, wie es die folgende Aufstellung zeigt:

10	ccm	Stärkelösg.	2	%	10	Trpf.	Jjk.	n/30	— Dunkelblau	= 1
10	„	Dextrinlösg.	2	%	10	„	„		— Weinrot	= 5
10	„	„	1	%	10	„	„		— Rot	= 6
10	„	„	0,5	%	10	„	„		— Hellrot	= 7
10	„	„	0,25	%	10	„	„		— H.rot/Braun	= 7/8
10	„	„	0,1	%	10	„	„		— Braun	= 8
10	„	„	0,05	%	10	„	„		— Hellbraun	= 9
10	„	„	0,03	%	10	„	„		— Dunkelgelb	= 10
10	„	„	0,02	%	10	„	„		— Gelb	= 10/11
10	„	„	0,01	%	10	„	„		— Hellgelb	= 11

In zahlreichen Versuchen wurden die Konzentrationen der Substanzen und ihr Mengenverhältnis variiert. Es wurde mit Stärkelösungen von 1 %, 2 %, 6 %, Diastaselösungen von 0,1 %, 0,01 %, 2,4-D-Lösungen von 10^{-2}, 10^{-3}, 10^{-4}, 10^{-5}, 10^{-6}, 10^{-7} n gearbeitet. Die Reaktionen verliefen bei 18°, 20°, 22°, 35° C im Thermostaten. Es wurde der optimale pH-Bereich für die Diastasewirkung zwischen 6,5 und 7,0 festgestellt und die Versuchslösungen mit einem Zitronensäure-Dinatriumphosphat-Puffergemisch nach *Mc Ilvaine (Kolthoff* 39) auf diese Werte eingestellt. Ebenso wurden Versuche bei geringeren pH-Werten durchgeführt (5,0, 5,5, 6,0).

Ergebnis: Es konnte bei keinem dieser Versuche eine Beschleunigung des diastatischen Stärkeabbaues durch 2,4-D beobachtet werden. In den meisten Fällen vollzog sich der Abbau in den Kontrollproben mit der gleichen Geschwindigkeit wie in denjenigen mit 2,4-D-Zusatz. Doch kam es einige Male vor, daß der 2,4-D-Zusatz den Stärkeabbau in seiner Geschwindigkeit sogar um 1—10 % beeinträchtigte. Diese Erscheinung trat jedoch nicht regelmäßig auf.

Eine direkte chemische oder physikalische Einwirkung von 2,4-D auf die Diastase scheint nach diesen Versuchen nicht gegeben zu sein. Jedoch können in der Pflanze diastatische Fermente in inaktiver Form vorliegen, die durch 2,4-D aus ihrer adsorptiven Bindung herausgerissen werden und dann hydrolytisch wirken können. Ebenso könnte, wie schon gesagt, eine Änderung des Plasmazustandes in der Zelle die Diastaseaktivität verändern. Darum soll nun geprüft werden, ob bei Einwirkung von 2,4-D auf lebendes Gewebe eine verstärkte Diastasewirkung auftritt.

2. Kap.: Die Einwirkung von 2,4-D auf die diastatische Aktivität der Samen von *Zea mays*.

Der Mobilisierung der Reservestoffe bei Beginn der Keimung geht eine Aktivierung der Fermente voraus. Eine zusätzliche künstliche Aktivierung durch 2,4-D müßte hierbei erkennbar werden.

Methode: Die Methode von *Klinkenberg* (38) nach *Ruge* (59) wurde in folgender Weise angewandt: Gesunde Maiskörner wurden 24 Stunden lang in Erlenmeyerkolben vorgequollen. Die Kolben enthielten: a) doppelt destilliertes Wasser, b) — h) 2,4-D-Lösungen von 10^{-2} in dezimalen Intervallen bis 10^{-9} n. Jedem Kolben wurde ein kleiner Kristall Thymol zugesetzt, um das Wachstum störender Mikroorganismen zu hemmen. Von einem Stärke-Agar, der Agar zu 1,8 % und Stärke zu 0,09 % enthielt, wurden je 10 ccm zu gleichmäßig dicken Schichten in Petrischalen gegossen. Mit einem scharfen Skalpell konnten die Maiskörner ziemlich genau durch die Mitte des Embryos halbiert werden. Sie wurden mit der Schnittfläche dem erkalteten Stärke-Agar aufgesetzt und unter Glasstürze gebracht, die einige Tropfen Nelkenöl mit einschlossen. Jede Petrischale enthielt neun Samenhälften. Die Zimmertemperatur schwankte zwischen 17 und 21° C. Zur Feststellung des Abbaues der Stärke im Agar wurden die Samen zu bestimmten Zeitpunkten herausgenommen und die Agarschicht mit einer verdünnten Jodjodkali-Lösung überspült. Im Bereich der Samen und darüber hinaus trat keine Blaufärbung mehr auf. Eine dunkelrote Grenzschicht wies auf einen Dextrinring und die Anwesenheit der β-Diastase neben der α-Diastase hin. Der Stärkeabbau wurde folgendermaßen quantitativ erfaßt:

Über einer erleuchteten Glühbirne stand ein Pappkarton, oben mit einer Öffnung von der Größe einer Petrischale versehen. Die Petrischalen mit der angefärbten Agarschicht wurden auf diese Öffnung gestülpt. Auf den nach oben stehenden Boden der Schale wurde ein halbdurchsichtiges, gleichmäßig dickes Papier gelegt und die Abbauzonen der einzelnen Samen, die durch die Beleuchtung gut sichtbar waren, abgezeichnet. Die Kreise wurden ausgeschnitten und gewogen. Diese Messungen erfolgten nach 16, 24, 48, 72 Stunden.

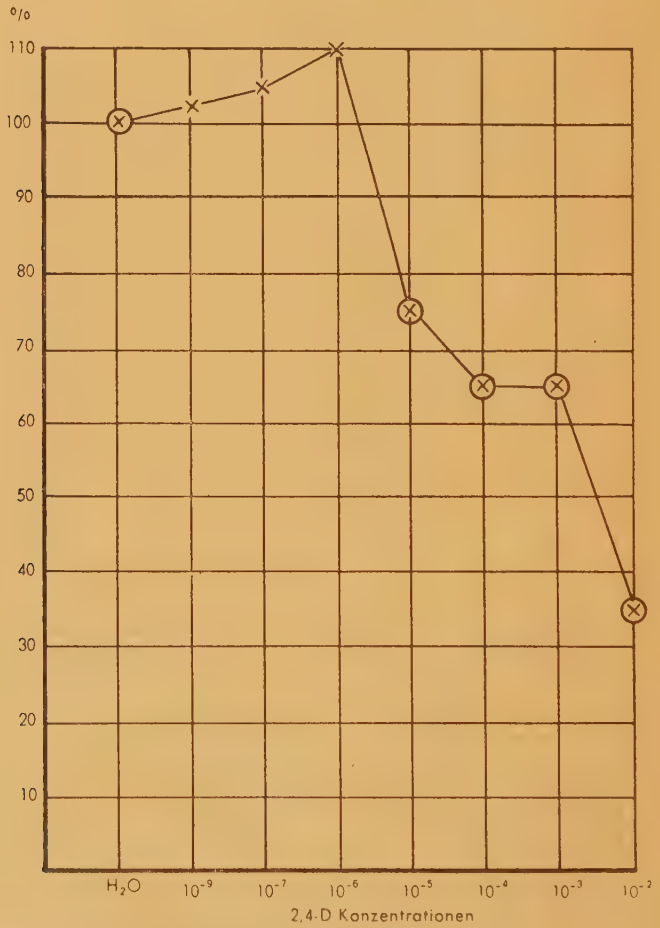


Abb. 28

Größe der Abbauzonen in Prozenten
Bezogen auf die Wasserkontrolle = 100 %
⊗ = Wert stat. gesichert
× = Wert nicht stat. gesichert

Ergebnis: Die Werte der ersten, zweiten und dritten Messung lagen zum größeren Teil im Bereich des dreifachen, wahren, mittleren Fehlers

(Fehlerberechnung nach *Ruge* 59), entsprachen aber in der Richtung den Werten der vierten Messung. Erst nach 72 Stunden hatten die Werte genügend große Abstände, um als statistisch gesichert zu gelten. Nur die der drei schwächsten 2,4-D-Konzentrationen kamen dem der Wasserkontrolle nahe und lagen im Fehlerbereich. Sie sind in graphischer Darstellung in Abb. 28 wiedergegeben. Es sind die Mittelwerte von 2×9 Einzelmessungen jeder Konzentration.

Eine Förderung des Stärkeabbaues konnte auch hierbei nicht festgestellt werden. Nach dem Vorquellen in den 2,4-D-Konzentrationen von 10^{-2} bis 10^{-5} (in dezimalen Intervallen) wurde sogar eine Hemmung deutlich sichtbar. Ob es sich hier um einen direkten Angriff auf das Enzym selbst oder auf den die Malzamylase bildenden Embryo handelt, ist ungewiß. Es liegt die letzte Annahme nahe, wenn man bedenkt, daß 2,4-D, wie bereits beschrieben, das embryonale Wachstum stark zurückhält (vgl. 6. Versuchsreihe). Ein schwach entwickelter Embryo vermag nicht soviel Amylase zu bilden und in das Endosperm zu entsenden wie ein normal entwickelter.

In keimenden Samen von *Zea mays* wird weder die Aktivierung der amylatischen Fermente noch die Wirksamkeit der freien Fermente durch 2,4-D fördernd beeinflußt.

3. Kap.: Die Untersuchung des Zuckergehaltes von Tomatenpflanzen nach Behandlung mit 2,4-D.

Wenn auch im Verlauf der bisherigen Versuche eine Beschleunigung der Stärkehydrolyse durch 2,4-D nicht festgestellt werden konnte, so wird damit eine solche im grünen Sproß noch nicht ausgeschlossen. Die Tatsache steht fest, daß die Stärke nach 2,4-D-Behandlung aus dem grünen Sproß verschwindet. In jedem Fall ist anzunehmen, daß die Stärke zunächst in Zucker umgewandelt wird. Darum soll der Zuckergehalt von 2,4-D-behandelten Pflanzen bestimmt und mit dem unbehandelter Pflanzen verglichen werden.

Methode: Die quantitative Zuckerbestimmung wurde nach *Abderhalden* (1) mit Hilfe von Fehlingscher Lösung durchgeführt. Das Kupferoxyd in 20 ccm Fehling-Gemisch, das aus je 10 ccm der Lösungen I und II besteht, wird durch 0,1 g Glukose vollständig zu Kupferoxydul reduziert. Dementsprechend genügen 0,01 g Glukose, um 2 ccm dieses Gemisches restlos zu reduzieren. Auf diese Weise ist es also möglich, 0,01 g Glukose nachzuweisen. Zur Erfassung des Zuckergehaltes der Sprosse von *Solanum lycopersicum* wurden diese nach *Walter* und *Weismann* (77) zu Preßsaft verarbeitet, der anschließend zur Befreiung von Gewebsteilen und Plastiden zentrifugiert wurde. Von diesem gelblichen Preßsaft wurden bestimmte Mengen mit 2 ccm Fehling-Gemisch und 8 ccm Leitungswasser versetzt, wobei dieses Gemenge stets eine grünstichige, blaue Farbe zeigte. Nach Erhitzen dieser Proben im Wasserbad wurden sie durch Zentrifugieren von dem ausgefallenen Kupferoxydul befreit. Die klaren Flüssigkeiten hatten in Abhängigkeit von den zugegebenen und des dadurch bedingten Reduktionsgrades des Kupferoxyds blaugrüne, grüne und gelbe Färbungen mit entsprechenden Übergängen angenommen. Die kleinste Menge Preßsaft, die ausreichte, um die Fehlingsche Lösung restlos zu reduzieren, d. h., die nach Erhitzen und Zentrifugieren ihre ursprünglich gelbe Farbe wieder annahm, muß demnach 0,01 g reduzierende Zucker enthalten haben. Mit dieser Preßsaftmenge konnte der durchschnittliche Gehalt des ganzen Sprosses an reduzierenden Zuckern errechnet werden.

Ein Beispiel:

Sechs Pflanzen ergaben 40 ccm Preßsaft. 2,8 ccm dieses Preßsaftes reduzierten 2 ccm Fehlingsche Lösung vollständig und enthielten demnach 0,01 g Glukose. Der Glukosegehalt aller sechs Pflanzen war demnach 0,143 g oder machte 0,357 % des gesamten Preßsaftes aus.

Unterschiede von $^1/_{10}$ ccm Preßsaft waren in der Farbtönung meist gut erkennbar. Unterschiede von $^2/_{10}$ ccm waren immer deutlich. Damit sind die Bestimmungen mindestens auf 0,002 g Zucker genau.

Versuchsanordnung: Im Warmhaus wurden aus einer großen Zahl gleichaltriger Tomatenpflanzen solche von gleicher Größe, Blattzahl (7—8) und mit dem Auge bestimmbarer gleicher Blattfläche ausgesucht. Die Hälfte von ihnen wurde am 18. 11. 1949 vormittags mit einer 0,1%igen 2,4-D-Lösung gespritzt. Von Kontroll- und behandelten Pflanzen dienten täglich sechs Stück zur Preßsaftbereitung und Zuckerbestimmung. Die am gleichen Tage benutzten Pflanzen entsprachen sich in Wuchs und Größe der Blattfläche am meisten. Sie wurden mittags um 13 Uhr abgeschnitten. Nach *Frey-Wyssling* (18) ist die Assimilationsleistung bei optimalen Bedingungen nach einem halben Tag beendet. Es kann daher angenommen werden, daß in diesen wolkenlosen, sonnenreichen Tagen der größte Teil der täglichen Zuckerproduktion erfaßt wurde. Der Zuckergehalt wurde vom 18. 11. bis 25. 11. täglich gemessen.

Ergebnisse:

a) Vergleich der zentrifugierten Preßsaftmengen (Abb. 29).

Drei Stunden nach der Behandlung lieferten die Kontrollen und die behandelten Pflanzen gleiche Mengen. Einen Tag nach der Behandlung bestand ein

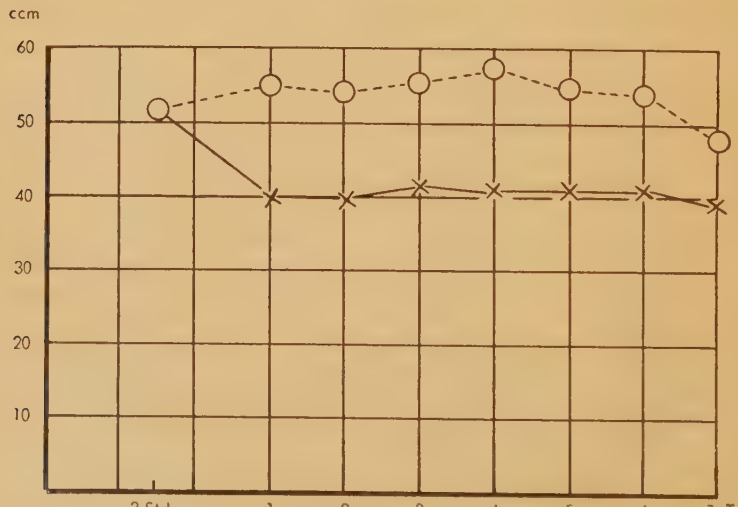


Abb. 29

Überschuß von 37,5 % bei den behandelten Pflanzen, der im wesentlichen mit einigen Schwankungen in den folgenden Tagen beibehalten wurde (Abb. 29 a).

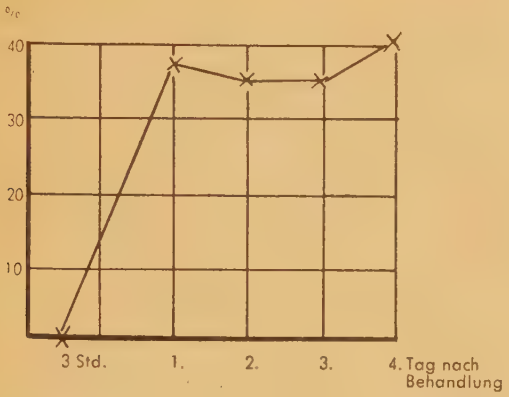


Abb. 29 a

Mehr an Preßsaft bei 2,4-D-behandelten Pflanzen
Bezogen auf die Kontrolle = 100%

b) Bestimmung des Zuckergehaltes.

In der Tabelle werden die Preßsaftmengen angegeben, die 2 ccm Fehlingsche Lösung vollständig reduzierten. Nach diesen Werten wurde die Zuckermenge der Pflanzen in Gramm errechnet.

Preßsaftmengen mit einem Zuckergehalt von 0,01 g

Nach der Behandlung:

	3 Std.	1. Tag	2. Tag	3. Tag	4. Tag	5. Tag	6. Tag	7. Tag
Kontrollen	4,5 ccm	2,8 ccm	2,6 ccm	2,0 ccm	2,6 ccm	2,6 ccm	3,2 ccm	4,0 ccm
2,4-D-behandelte Pflanzen	4,8 ccm	2,4 ccm	2,6 ccm	2,2 ccm	2,6 ccm	2,6 ccm	2,8 ccm	3,4 ccm

c) Vergleich der Zuckermengen (Abb. 30).

Drei Stunden nach der Behandlung war der Zuckergehalt bei Kontrollen und behandelten Pflanzen annähernd gleich. Am ersten Tag nach der Behandlung stieg er bei den behandelten Pflanzen um 60 %. Der durchschnittliche Mehrgehalt lag bei 41,2 %. Die Schwankungen der Werte der verschiedenen Versuchstage werden auf den Wechsel äußerer Faktoren im Gewächshaus zurückgeführt. Den Mehrgehalt an Zucker gibt Abb. 31 wieder.

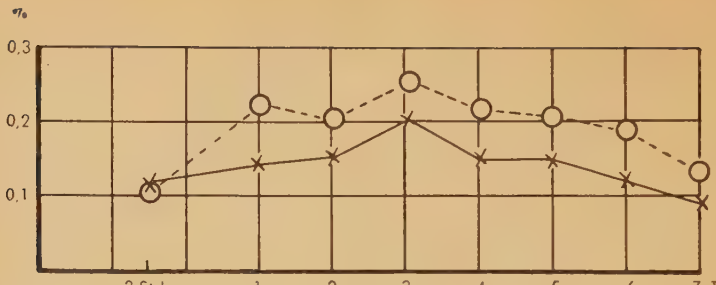


Abb. 30 Zuckergehalt des Preßsaftes von je 6 Pflanzen in Gramm
× —— × — = Kontrolle
O - - O - - = 2,4-D-behandelt

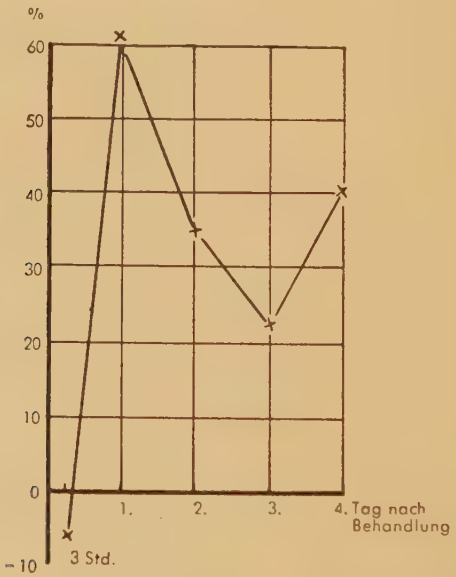


Abb. 31 Mehrgehalt an Zucker bei 2,4-D-behandelten Pflanzen
Bezogen auf die Kontrolle = 100 %

d) Vergleich der Zuckerkonzentrationen (Abb. 32).

Aus der Preßsaftmenge und der darin enthaltenen Zuckermenge läßt sich die Konzentration errechnen. Die Werte der Kontrollpflanzen und der behandelten Pflanzen unterscheiden sich nicht wesentlich.

Um die errechnete Zuckerkonzentration in den Pflanzen auch durch direkte Messungen zu kontrollieren, wurde zunächst die Methode der Grenzplasmolyse angewandt. Sie führte jedoch nicht zu klaren Ergebnissen, da die farblosen Protoplasten der Rinden- und Markzellen das grenzplasmolytische Stadium

nicht sicher erkennen ließen. Mit einzelnen kryoskopischen Messungen* am Preßsaft konnte bestätigt werden, daß sich die Konzentrationen osmotisch wirksamer Substanzen bei unbehandelten und behandelten Pflanzen nicht wesentlich unterschieden. Ein relativ großer Unterschied von 0,06 g Zucker ergab eine Gefrierpunktserniedrigung von 0,02° C in Übereinstimmung mit der theoretisch errechneten.

Smith (64) bestimmte den Zuckergehalt von Bohnenblättern nach 2,4-D-Behandlung. Er stellte ein schwaches Ansteigen bis zum 3. Tag fest und ein darauffolgendes ständiges Abfallen.

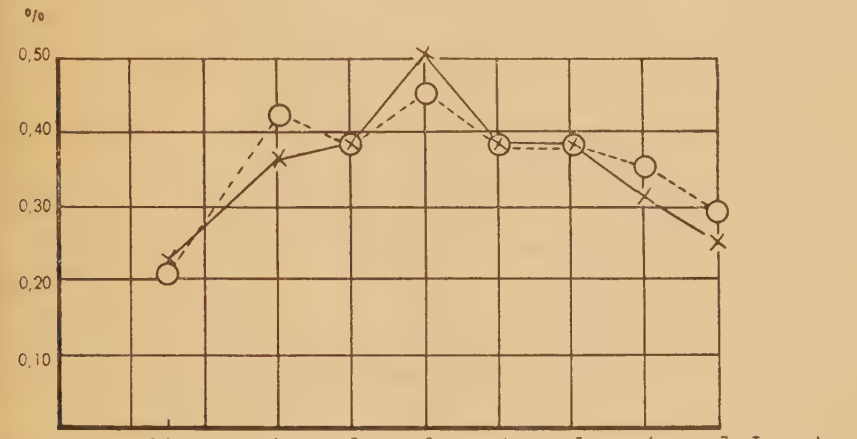


Abb. 32

Zuckerkonzentration des Preßsaftes von je 6 Pflanzen

× —— × — = Kontrolle
○ – – ○ – – = 2,4-D-behandelt

4. Kap.: Der Stärkegehalt der Versuchspflanzen.

Sämtlichen unbehandelten und behandelten Pflanzen wurde vor Versuchsbeginn ein ausgewachsenes Blatt (das vierte Blatt von unten) entnommen, mit Alkohol entfärbt und mit Jodjodkali auf Stärke geprüft. In keinem Blatt ließen sich Stärkespuren nachweisen. Auch die Untersuchung ganzer Kontrollpflanzen ergab Stärkelosigkeit. Dieses steht im Gegensatz zu den Sommerpflanzen, die immer mit Stärkekörnern vollgepfropft waren. Die Kurztage reichten offenbar nicht aus, um neben den Baustoffen für die wachsenden Pflanzen noch einen Überschuß an Zucker zu bilden, der dann in Form von Stärke abgelagert wurde. Bei den Winterpflanzen kann der Zuckerreichtum der behandelten Pflanzen offensichtlich nicht aus abgebauter Stärke stammen.

III. Zur Frage der Anregung zuckerverbrauchender Stoffwechselprozesse

1. Kap.: Die Bestimmung der Atmungsintensität von Tomatenpflanzen nach Behandlung mit 2,4-D.

Methode: Die Atmungsbestimmung wurde nach dem System von *Pettenkofer* durchgeführt. Als Absorptionsgefäße dienten Schüttelzylinder, die durch

* Die Ausführung der Gefrierpunktbestimmungen verdanke ich Herrn Dr. Noack, Höfchen.

2-Loch-Gummistopfen luftdicht verschlossen waren. Den Aufbau der Apparatur zeigt Abb. 33. Die in Alter, Höhe und Oberflächengröße sich entsprechenden Pflanzen wurden zu je drei Stück in einem Erlenmeyerkolben mit Knopscher Nährlösung gestellt, nachdem sie vorher unter Schonung der Wurzeln mit Wasser aus dem Boden ausgespült worden waren. Während der Versuche waren die Kolbenöffnungen mit Watte verstopft, um eine Absorption des ausgeatmeten CO_2 durch die Nährlösung zu verhindern. Zwei bodenlose 5-Liter-Flaschen, die plangeschliffen auf Glasplatten standen und von außen mit Ramsey-Fett abgedichtet waren, stellten die Atmungsgefäße dar. Zur Verdunkelung wurden lichtdichte, schwarze Gummimäntel umgehängt.

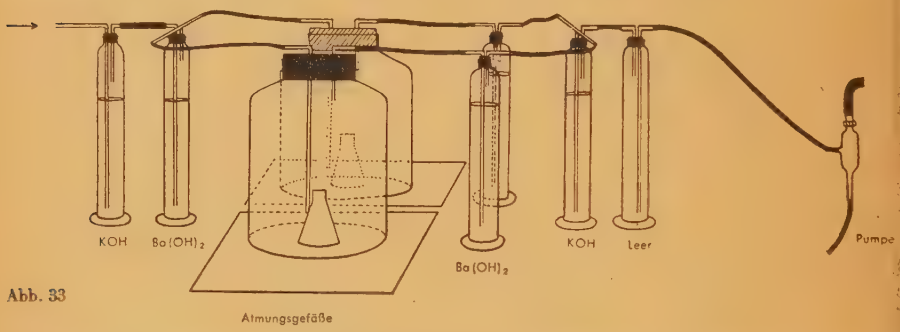


Abb. 33

Der Luftstrom wurde mit Hilfe einer Wasserstrahlpumpe mit einer Geschwindigkeit von 1000 ccm in 11,6' durchgesaugt. Der Luftinhalt der beiden 5-Liter-Flaschen war nach 116' einmal gewechselt. Zur Befreiung des Luftstromes von Kohlendioxyd wurden eine Flasche mit etwa 50%iger Kalilauge

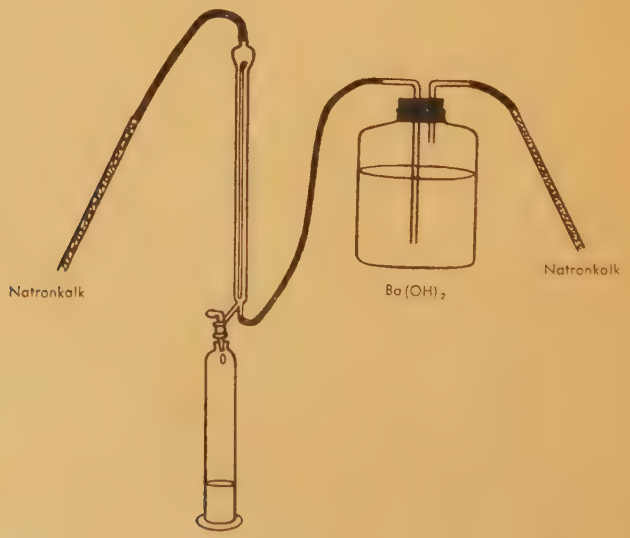


Abb. 34

und eine Flasche mit durch Phenolphthalein angefärbter Barytlauge den Versuchsgefäßen vorgeschaltet. Das ausgeatmete Kohlendioxyd wurde in Barytlauge aufgefangen. Das Einfüllen der Barytlauge in die Absorptionsgefäße geschah unter Abschluß von Luftkohlensäure (Abb. 34).

Die Versuche wurden täglich in vier Nachmittagsstunden, von 13.30 bis 17.30 Uhr, durchgeführt. Nach zwei Stunden wurden die beiden Absorptionsgefäße für die Atmungskohlensäure gegen neue mit frischer Barytlauge ausgewechselt. So ergaben sich zwei Werte, von denen der erste durch die bei Versuchsbeginn in den Atmungsgefäßen enthaltene atmosphärische Luft verfälscht wurde. Trotzdem waren auch die Werte dieser ersten Versuchshälfte an den verschiedenen Tagen unter sich vergleichbar, wenn auch der Vergleich der Werte der zweiten Messungen zu zuverlässigeren Resultaten führen mußte. Nach Beendigung der täglichen Versuche wurden die Pflanzen im Gewächshaus wieder natürlichen Bedingungen ausgesetzt.

Die Barytlauge wurde vor und nach der Absorption der Atmungskohlensäure gegen genau $^1/_{10}$ n Salzsäure titriert und zwar jedesmal in drei Proben zu je 50 ccm. Aus der Differenz der verbrauchten Salzsäuremengen wurden die absorbierten CO_2-Mengen errechnet. Um beim Schütteln des Titrierkölbchens einen Luftaustausch möglichst zu verhindern, wurde es mit einem durchlöcherten Gummistopfen verschlossen, der einen Gummischlauch mit einer Glasspitze durchließ (Abb. 35).

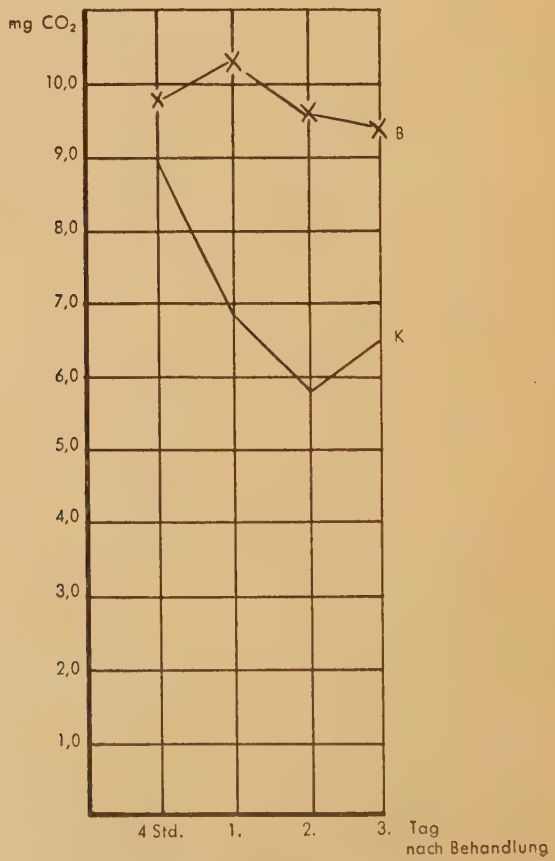
Abb. 35

Vor der Behandlung einer Pflanzengruppe mit 2,4-D wurden beide Pflanzengruppen auf ihre normalen Schwankungen in der Atmungsintensität geprüft. In dreizehn Versuchen, in denen beide Gruppen wie nachher im Hauptversuch parallel geschaltet wurden, ergab sich ein durchschnittlicher Streubereich von $\pm$ 10 % zwischen beiden. Für den Hauptversuch wurde eine Pflanzengruppe morgens mit einer 0,1%igen 2,4-D-Lösung gespritzt. Nach dem Eindringen der Lösung in die Pflanzen wurde mittags die erste Atmungsbestimmung durchgeführt.

Ergebnis: Die Kohlensäureproduktion der behandelten Pflanzen war in allen Fällen größer. Von zwei Versuchsreihen, deren Kurven gleichsinnig

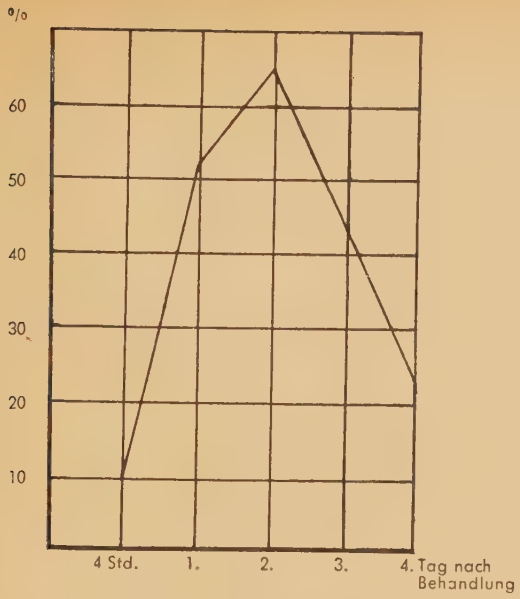
verliefen, wurden die Werte der zweiten Versuchshälften gemittelt. Abb. 36 gibt die absoluten CO_2-Mengen an, Abb. 37 die Mehrproduktion bei behandelten Pflanzen in Prozenten, bezogen auf die Kontrolle.

Smith (65) fand ebenfalls innerhalb 24 Stunden einen deutlichen Unterschied im Sauerstoffverbrauch von mit 2,4-D behandelten und unbehandelten Bohnenblättern. *Brecht* (11) stellte bei abfallendem Sauerstoffgehalt der Luft auch eine schwächer werdende Reaktion der *Avena*-Koleoptile auf zugeführte Wuchsstoffpasten fest. Er folgerte ein schlechtes Eindringen des Wuchsstoffes in die Koleoptile und eine Erhöhung der Transportwiderstände in der Koleoptile, durch verringerten Sauerstoffgehalt der Luft bedingt. Diese Beobachtung findet nun durch die Tatsache der Respirationssteigerung eine einfachere Erklärung.



Absolute CO_2-Mengen
K = Kontrolle
B = 2,4-D-behandelt

Abb. 36



Mehr an CO_2 bei 2,4-D-behandelten Pflanzen
Bezogen auf die Kontrolle = 100 %

Abb. 37

IV. Besprechung der Ergebnisse

Im folgenden werden die Versuchsergebnisse unter dem Aspekt der auf Seite 267 genannten drei Punkte besprochen:

Zu I:

Wurgler (79) schloß aus seinen Versuchen an *Prunus persica* auf eine fördernde Wirkung von 2,4-D auf den Stärkeabbau. Viele andere Autoren vertreten die Mobilisation der Kohlehydrate *(Kraus* 50, 40, *Mitchell* 50, 40, 46, *Stewart* 46, *Smith* 64). *Tuckey, Hamner* und *Imhofe* (75) beobachteten das Verschwinden der Stärkekörner und eine darauffolgende Plasmolyse der Blattzellen und Pollenkörner. In eigenen Versuchen konnte eine Verstärkung der diastatischen Aktivität weder in vitro noch in Samen von *Zea mays* festgestellt werden. Damit wird nicht eine solche im grünen Sproß ausgeschlossen. *Mitchell* und *Brown* (52) verfolgten die Reizleitung des 2,4-D in der Fortpflanzung der epinastischen Bewegungen der Blätter und Stengel. Sie stellten eine Abhängigkeit der Reizleitung vom Lichtfaktor fest, da verdunkelte Pflanzen nicht reagierten. Aus dieser Beobachtung läßt sich eine Verbindung mit der Photosynthese vermuten. *Laibachs* (42) Ergebnisse, die allerdings von ihm anders gedeutet werden, sind eine Bestätigung dafür, ebenso die Feststellung von *Hamner* und *Tuckey* (34), daß beschattete Pflanzen viel langsamer reagieren als besonnte Pflanzen. Die Leitung des Stimulus *(Mitchell* und *Brown* 52) können wir auf eine plötzliche Erhöhung des osmotischen Wertes durch Zuckeranreicherung in den Blattgelenken zurückführen. Die Verfasser beobachteten ebenfalls eine Abhängigkeit der Reaktionsstärke vom Zeitpunkt der Behandlung und der damit verbundenen tagesperiodisch bedingten Verschiedenheit des

Zuckergehaltes. Würde der zugeführte Zucker nur durch einen Abbau der Stärke gebildet, so könnte sich Dunkelheit nicht hemmend auswirken. Es scheint doch so, daß entweder kein Stärkeabbau stattfindet oder daß er zu langsam anläuft oder die durch ihn entstandene Zuckermenge zu gering ist, um den osmotischen Wert in diesem Grad zu erhöhen. Die eigenen Versuchspflanzen, die noch in der vegetativen Phase standen, hatten noch keinen Zucker zu Stärke kondensiert, die wieder zu Zucker hätte umgewandelt werden können. Stärke als Zuckerquelle war bei unseren Versuchen also ausgeschlossen. Dem widersprechen allerdings die Versuchsergebnisse von *Mitchell* und *Kraus* und *Whitehead* (50). Sie stellten bei unbelichteten Bohnenblättern unter Einwirkung von α-Naphthylessigsäure eine größere Zuckervermehrung auf Kosten der Stärke fest als bei den Kontrollen. Behandelte, belichtete Pflanzen bildeten weniger Zucker und Stärke als unbehandelte. Die Verfasser prüften diese Vorgänge bis zu 10 Stunden nach der Behandlung. Unsere Versuche wurden über eine größere Zeitspanne ausgedehnt, in der sich die gestörten physiologischen Prozesse wieder verändern konnten.

Zu II:

Die Anregung zuckerverbrauchender Prozesse ist in der Verstärkung der Kambiumtätigkeit gegeben. Sie hat sich abhängig gezeigt von Bau- und Betriebsstoffen. In eigenen Versuchen zeigten halbdunkelgestellte 2,4-D-behandelte Pflanzen nur ganz schwache Kallusbildung, die auf Kosten der ganzen Pflanze vonstatten ging. Der hohe Zuckergehalt und die erhöhten Energiemengen belichteter Pflanzen gewährleisteten eine hemmungslose Entwicklung der kambiogenen Gewebe.

Söding (67) hält neben dem Wuchsstoff auch andere Faktoren für das Dickenwachstum der Bäume für notwendig. Sie können stofflicher Natur sein oder einen bestimmten Plasmazustand darstellen. Es ist bekannt, daß Baumzweige im Frühjahr mit einer ausgiebigen Holzbildung auf Heteroauxin reagieren, während sie diese Reaktion im Herbst nicht zeigen. Wir möchten diese Tatsache mit den eigenen Beobachtungen in Zusammenhang bringen und die Assimilationsleistung als einen dieser Faktoren ansehen, der auch das normale periodische Dickenwachstum der Pflanzen mitbestimmt. Nach Abklingen dieses Faktors im Herbst läßt sich auch mit zusätzlichen Wuchsstoffgaben nichts mehr erreichen.

Diese Prozesse werden jedoch nicht als primäre Ursache angesehen, da der Reiz zur Zellteilung erst am 3. Tag *(Smith* 64) nach der Behandlung realisiert wird, wogegen der Zuckerspiegel schon am ersten Tag angestiegen ist. Eine Anregung der Atmung wird ebenfalls nicht als primäre Ursache angesehen. Aus den vorliegenden Versuchen geht zwar nicht hervor, ob Atmung und Zuckerspiegel zugleich oder nacheinander erhöht werden. Es ist aber anzunehmen, daß sowohl ein gleichzeitiges Einsetzen beider Vorgänge wie auch ein primäres der Atmung zuerst ein Sinken des normalen Zuckerspiegels zur Folge haben dürfte. Darum liegt die Wahrscheinlichkeit näher, daß zuerst eine Zuckerschwemme entstanden war. Dadurch ließen sich auch die sehr schnell eintretenden epinastischen Bewegungen der Blätter und die erhöhte Turgeszenz der Zellen erklären.

Kelly und *Avery* (37) zeigten die Respiration von Haferkoleoptilen und Erbsenkeimlingen in verschiedenen 2,4-D-Konzentrationen in einer physiologischen Optimumkurve. Dabei wurde aber der Gehalt an Kohlehydraten nicht untersucht, so daß auch hieraus nicht ersichtlich ist, ob die erhöhte Respi-

ration aus dem größeren Zuckergehalt oder die Zuckerbildung aus der Respiration erfolgte.

Zu III:

Es konnte mit Wahrscheinlichkeit gezeigt werden, daß nicht eine Zuckerforderung die Zuckerbildung veranlaßt. Es entsteht vielmehr eine Zuckerschwemme, die zuckerverbrauchende Prozesse sekundär einleitet. Da diese Zuckermengen nicht der normalen Stärkeproduktion eines Tages entstammen können, wird ihre Bildung in einer verstärkten Assimilation vermutet.

Nach diesen Überlegungen kommen vornehmlich zwei Angriffspunkte für 2,4-D in Betracht, von denen parallel verlaufende Vorgänge ausgehen können:

1. Die Auslösung von Zellteilungen im kambialen Gewebe,
2. die Steigerung der Assimilationstätigkeit, die den Gehalt an Zucker erhöht, wobei gleichzeitig offenbar die Umwandlung in Stärke verhindert und die Respiration erhöht wird.

Beide Vorgänge haben wahrscheinlich keine Verbindung miteinander. Die gewagte Vermutung eines ursächlichen Zusammenhanges liegt in der Beobachtung von *Haberlandt* (31): Es gelang, durch eine Plasmolyse Dauerzellen zu Zellteilungen zu veranlassen, bei denen sich aber der Kern nicht beteiligte. *Brannon* und *Bartsch* (10) beschreiben eine Steigerung der Zellteilungsrate von *Chlorella* und *Coccomyxa* unter dem Einfluß von β-Indolylessigsäure und ihrer Homologen in zuckerfreien Kulturen. Ebenso ließ sich eine Beschleunigung durch Zuckergaben erreichen. *Beatty* (7) stellte eine Korrelation fest zwischen dem Sauerstoffverbrauch und der Anzahl Mitosen in den Blättern von *Ligustrum lucidum* und *Hedera helix*. Beide Vorgänge erreichten zu gleichen Zeitpunkten ihr Maximum. Nach dieser Beobachtung kann auch ein gesteigerter Sauerstoffverbrauch als Ursache der Zellteilungen angesehen werden.

Diese Vermutungen können ohne Untersuchungen über das Verhalten der Kerne im Kambium natürlich nicht vertreten werden, zumal *Levan* (43) nachwies, daß synthetische Wuchsstoffsäuren im apikalen Meristem der Wurzeln von *Allium cepa* und *Allium fistulosum* eine Zunahme der Mitosen auslöste, ein Zeichen dafür, daß der Kern direkt beeinflußt und die Zellteilung durch ihn bestimmt werden kann. *Söding* (66) denkt an die Möglichkeit, daß Auxin auch im Kambium Zellstreckung bewirkt und daß sich die kambiale Zelle nach Erreichen einer bestimmten Größe teilt.

Nach den bisherigen umfangreichen Untersuchungen über synthetische Wuchsstoffe kann diesen Stoffen enzymatischer Charakter zugeschrieben werden (9). Diese Hypothese wird gestützt durch die beobachtete pH-Abhängigkeit der Wirkkraft *(Lucas* und *Hamner* 44, *Rabitin* und *Jarkovaja* 55). In Verbindung mit den eigenen Versuchen wird folgende Hypothese für den Wirkungsmechanismus der 2,4-Dichlorphenoxyessigsäure in toxischer Dosis aufgestellt: 2,4-D dringt in die Pflanzen ein und schaltet sich als selbständiges Enzym oder als Enzymaktivator in das Enzymsystem der Assimilation ein. Durch die verstärkte Assimilationsleistung wird der Gesamtzuckergehalt und damit der osmotische Wert des Zellsaftes erhöht. Der Ausgleich findet durch eine schnelle verstärkte Wasseraufnahme statt, bis die normale Konzentration wieder erreicht ist. Durch die zusätzlich assimilierten und durch Mobilisation der Reservestoffe gebildeten Zuckermengen wird die Respiration langsam verstärkt. Sie hält bis zum 14. Tag

an *(Smith, Hamner, Carlson* 65), während die verstärkte Zuckerproduktion nicht Schritt hält und der Zuckergehalt wieder absinkt *(Goris* 27), da er als Betriebsstoff und als Baustoff für die Neubildung von Zellen verbraucht wird. Die Pflanze erschöpft sich, da sie das physiologische Gleichgewicht nicht mehr erhalten kann und stirbt ab.

Die Tatsache einer qualitativen Verschiebung der Kohlehydrate in pilzbefallenen Geweben läßt nach den vorliegenden Untersuchungen eine abgewandelte Erklärung finden. Es wurde bisher angenommen, daß *Phytophtora infestans* Enzyme ausscheidet, die zum Beispiel in Kartoffelknollen eine vorübergehende Steigerung des Gesamtzuckergehaltes der Gewebe auf Kosten der Stärke verursachen. *Uromyces fabae* steigert den Energiehaushalt in Erbsenblättern *(Gäumann* 20). Aus dem reichen Wuchsstoffgehalt der Pilze können ebenso Wuchsstoffe an den Wirt abgegeben werden, die diese Vorgänge bewirken, wie es bei *Bacterium tumefaciens* der Fall ist, dessen Wuchsstoffextrakt an Tabak, Tomate und Bohne Gallen erzeugt, die denen mit indolylessigsaurer Paste erreichten gleichartig sind *(Brown* und *Gardner* 14).

V. Zusammenfassung der Ergebnisse

1. Es ist eine bekannte Tatsache, daß Monokotyledonen und Dikotyledonen gegenüber einer Behandlung mit 2,4-D, einer synthetischen Wuchsstoffsäure, verschiedenartiges Verhalten zeigen. Es sollen die Ursachen festgestellt werden.

2. Reaktionen der Dikotyledonen:

   Bei schwachen Konzentrationen:

   a) Epinastie der Blätter und Windungen des Stengels;

   b) Sistierung des Wachstums im Vegetationskegel des Sprosses und der Wurzel.

   Bei starken Konzentrationen:

   c) Auslösungen von Zellteilungen des sekundären meristematischen Gewebes, dessen neugebildete Zellen sich zu Gefäßbündelelementen differenzieren, aber auch undifferenziertes Teilungsgewebe bleiben können und dann kein Streckungswachstum erfahren;

   d) Vergrößerung der Mark- und Rindenzellen in Blattgrund und Sproßachse;

   e) Verschwinden der Assimilationsstärke im Sproß von Tomate und Kartoffel;

   f) Absterben der Pflanze nach Ablauf der genannten Prozesse, bei stärksten Konzentrationen sofortiges Absterben.

3. Monokotyledonen zeigen im Falle des Eindringens der 2,4-D-Lösung mit dem Saftstrom in den Sproß folgende Erscheinungen:

   a) Spiralige Windungen im jungen Blatt und Blütenständen;

   b) Sistierung des Wachstums im Vegetationskegel des Sprosses und der Wurzel, Hemmung des Streckungswachstums junger Zellen;

c) Zellteilungen im wurzelbildenden Gewebe, dessen neue Zellen sich zu Sproß- und Wurzelanlagen differenzieren können. Die Wurzelanlagen sind mehr oder weniger normal differenziert und erfahren kein Streckungswachstum;

d) Schnelles Absterben der Pflanze bei direktem Aufsaugen starker Konzentrationen.

4. Die gute Benetzbarkeit und Aufnahmefähigkeit der Blätter von *Sinapis alba* für 2,4-D-Lösungen ermöglichen die obengenannten Reaktionen.

5. Die schlechte Benetzbarkeit und Aufnahmefähigkeit der Monokotyledonen-Blätter für 2,4-D-Lösungen bedingt neben der geschützten Lage des Vegetationspunktes primär die Selektivität.

   Die einzige Aufnahmemöglichkeit unter natürlichen Bedingungen ist durch die Wurzel gegeben.

6. 2,4-D bewirkt eine qualitative Verschiebung der Kohlehydrate von Stärke zu Zucker in den Sprossen von Tomaten- und Kartoffelpflanzen.

7. 2,4-D vermag nicht, den diastatischen Stärkeabbau in vitro zu beschleunigen. Eine Hemmung konnte in einigen Fällen beobachtet werden.

8. Die Aktivierung der diastatischen Fermente in Samen von *Zea mays* konnte durch 2,4-D nicht erhöht werden. Bei Zusatz starker 2,4-D-Konzentrationen zeigte sich eine deutliche Hemmung.

9. 2,4-D-behandelte Tomatenpflanzen erhöhten ihren Wassergehalt um durchschnittlich 37 %.

10. Der Gehalt an reduzierenden Zuckern erhöhte sich um durchschnittlich 41,2 %.

11. Die Zuckerkonzentration der behandelten Pflanzen war der der Kontrollpflanzen annähernd gleich.

12. Die Atmungsintensität wurde nach 2,4-D-Behandlung im Maximum um 65 % erhöht.

Die vorliegende Arbeit wurde in den Jahren 1948 und 1949 auf dem Obst- und Versuchsgut Höfchen der FARBENFABRIKEN BAYER, Leverkusen, durchgeführt.

D.

Literatur

(Die mit * bezeichneten Veröffentlichungen waren nur im Referat zugänglich.)

1. Abderhalden, E.: Physiol. Praktik. Teil I, S. 60. Dresden und Leipzig 1943.
2. Derselbe: Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abtlg. IV, Teil 2, Bd. 2, S. 897. Berlin 1936.
3. Arvy, L., Lhoste, J.: Etude de quelques anomalies morphologiques provoquées par le 2—4 Dichlorophénoxyacétate de sodium. Ann. des Sc. Nat., Botanique 1947, 11e série, S. 303—313.
4. Bansor, S. C., Reinhart, W. L., Tice, G. A.: Histological changes in tomato stem incidant to treatment with β-naphthoxyacetic acid. Amer. Journ. Bot. 27, 1940, S. 769—779.
5. Baranova, E. A.: Effect of heteroauxin upon rooting and anatomical structure of green cuttings of vines. Comptes rendus de l'académie des sciences de l'URSS 1946, Vol. LIV, Nr. 8, S. 729—731.
6. Beal, J. M.: Histological reactions of bean plants to certain of the substituted phenoxy compounds. Bot. Gaz. 107, 1945/46, S. 200—217.
7. Beatty, A. V.: Respiration and cell division in plants. I. Oxygen consumption and cell division in the leaves of *Ligustrum lucidum* and *Hedera helix*. Amer. Journ. Bot. 33, 1946, S. 145—147.
8. Bein, M., Schopfer, W. H.: Sur l'action de l'acide 2,4-dichlorophénoxyacétique sur la croissance des racines de *Zea mays* et de *Pisum* cultivées in vitro. Experientia 4, 1948, S. 222.
9. Bonner, J., Wildman, S. G.: * Contributions to the study of auxin physiology. Growth Symposium 11, 1947, S. 51—68. Referat aus: Ber. wiss. Biol. 64, 1948, S. 82.
10. Brannon, M. A., Bartsch, A. F.: * Influence of growth substances on growth and cell division in green algae. Amer. Journ. Bot. 26, S. 271—279, 1939. Referat aus: Ber. wiss. Biol. 52, 1940, S. 234.
11. Brecht, F.: Der Einfluß von Wuchsstoff und Säurepasten auf das Wachstum von *Avena*- und *Helianthus*-Keimlingen und seine Abhängigkeit vom Sauerstoffgehalt der Luft. Jahrb. f. wiss. Bot. 82, 1936, S. 581—612.
12. Brown, J. W.: Effect of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid on the water relations, the accumulation and distribution of solid matter, and the respiration of bean plants. Bot. Gaz. 107, 1946, S. 332—343.
13. Brown, N. B., Cormack, R. G. H.: * Canad. J. Res. Sect. C 15, 1937, S. 433—441.
14. Brown, N. A., Gardner, F. E.: Galls produced by planthormones, including a hormone extracted from *Bacterium tumefaciens* Phytopathology 26, 1936, S. 708—713.
15. Bünning, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. S. 243 bis 244. Springer-Verlag Berlin, Göttingen, Heidelberg 1948.
16. Carlton, W. M.: Histological and cytological responses of roots to growth-regulating substances. Bot. Gaz. 105, 1943, S. 268—281.
17. Cooper, W. C.: Effect on root formation of retreating cuttings with growth substances. Science 87, 1938, S. 390.
18. Frey-Wyssling: Ernährung und Stoffwechsel der Pflanzen. Büchergilde Gutenberg, Zürich 1945.
19. Gardner, F. E., Marth, P. C.: Parthenocarpic fruits induced by spraying with growth-promoting chemicals. Science 86, 1937, S. 246—247.
20. Gäumann, E.: Pflanzliche Infektionslehre, S. 554. Verlag Birkhäuser, Basel 1946.
21. Gautheret, R. J.: Action de l'acide indole-3-acétique sur les tissus du tubercule de carotte. Soc. Biol. 1939, CXXX, No. 1, S. 7—9.

2. Derselbe: Action des acides 2—4 dichlorophénoxyacétique et naphthoxyacétique sur le développement de fragments de tissus de carotte et d'endive cultivés en vitro. Séance 1947, 10. Mai, S. 475 bis 477.

3. Derselbe: Structures des néoformations provoquées par l'action des acides 2—4 dichlorophenoxyacétique et naphtoxyacétique sur les tissus de Topinambour cultivés in vitro. Séance 1947, S. 473—474.

4. Derselbe: Sur quelques particularités des actions morphogènes exercées par les acides 2—4 dichlorophénoxyacétique et naphtoxyacétique. Soc. de Biol. 1947, S. 560—563.

5. Derselbe: Sur les besoins en hétéro-auxine des cultures de tissus de quelques végétaux. Séance, 1947, S. 627—629.

6. Goldberg, E.: Histological responses of cabbage plants grown at different levels of nitrogen nutrition to indole (3) acetic acid. Bot. Gaz. 100, 1938/39, S. 347—369.

7. Goris, A.: * Epuisement des réserves glucidiques de fragments du tubercules de Topinambour cultivés in vitro sur milieux dépourvus de sucres: influence de l'acide indole-3-acétique. C. r. Acad. Sci. 226, 1948, S. 742—744. Referat aus: Ber. wiss. Biol. 66, 1949, S. 84.

8. Grace, N. H.: Physiological curve of response to plant growth hormones. Nature 1938, S. 35.

9. Greenfield, S. S.: * Amer. J. Bot. 24, 1937, S. 494—499.

10. Guthrie, J. D.: Inhibition of the growth of buds of potato tubers with the vapor of the methyl ester of naphthaleneacetic acid. Contrib. Boyce Thomps. Inst. 10, 1939, S. 325—328.

11. Haberlandt: * Zur Physiologie der Zellteilung. Sitzbericht d. k. preuß. Akad. d. Wiss., aus: Strugger, Zellphysiol. Praktikum, S. 168. Verlag v. Gebr. Borntraeger, Berlin, 1935.

12. Hallier, E.: Phytopathologie, Saftaufnahme der Blätter von außen. Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig 1868.

13. Hamner, Ch. L., Tuckey, H. B.: The herbicidal action of 2,4-Dichlorphenoxyacetic acid and 2, 4, 5 Trichlorophenoxyacetic acid on bindweed. Science 100, 1944, S. 154—155.

14. Hamner, C. L., Tuckey, H. B.: Herbicidal action of 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid on several shrobs, vines and trees. Bot. Gaz. 107, 1946, S. 379—385.

15. Hitchcock, A. E., Zimmerman, P. W.: Root inducing activity of phenoxy compounds in relation to their structure. Contrib. Boyce Thomps. Inst. 12, 1941/42, S. 497—507.

16. Johnson, E. M.: Injury to plants by minute amounts of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Phytopathology 37, 1947, S. 367—369.

17. Kelly, S., Avery, G. S.: The effect of 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid and other physiologically active substances on respiration. Amer. Journ. Bot. 36, 1949, S. 421—425.

18. Klinkenberg, G. A., van: * Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam 34, 1931, S. 893.

19. Kolthoff, I. M.: Säuren-Basen-Indikatoren. Springer-Verlag, 4. Aufl., Berlin 1932, S. 183.

20. Kraus, E. J., Mitchell, J. W.: Histological and physiological responses of bean plants to alpha naphthalene acetamide. Bot. Gaz. 101, 1939/40, S. 204—225.

21. Kraus, E. J., Mitchell, J. W.: * Growth regulating substances as herbicides. Bot. Gaz. 108, S. 301—350, 1947. Referat aus: Ber. wiss. Biol. 64, 1948, S. 327.

22. Laibach, F.: * Wuchsstoffbildung mit Kohlehydratstoffwechsel. Ber. dtsch. bot. Ges. 59, 1941, S. 257—271. Referat aus: Ber. wiss. Biol. 58, 1942, S. 522.

43. Levan, A.: * Cytologische Erscheinungen im Zusammenhang mit der durc Wuchsstoffe verursachten Wurzelverdickung. Referat aus Chem. Zbl. 16, 1943 II., S. 1470.

44. Lucas, E. H., Hamner, C. L.: Modification of the physiological action of the sodium salt o 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid by simoultaneous applicatio of plant extracts and by pH changes. Michigan Quarterly Bul letin 29, No. 3, S. 256—262.

45. Marth, P. C., Davis, F. F., Mitchell, J. W.: Herbicidal properties of 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid applie in dusts containing hygroscopic agents. Bot. Gaz. 107, 1942 S. 129—136.

46. Mitchell, J. W., Stewart, W. M. S.: Comparison of growth responses induced in plants by naph thalene acetamide and naphthalene acetic acid. Bot. Gaz. 10 1939, S. 410—427.

47. Mitchell, J. W., Martin, W. E.: Effect of indoleacetic acid on growth and chemical compositio of etiolated bean plants. Bot. Gaz. 99, 1938, S. 171—183.

48. Mitchell, J. W., Stuart, N. W.: Growth and metabolism of bean cuttings subsequent to roo ting with indoleacetic acid. Bot. Gaz. 100, 1938/39, S. 627—650.

49. Mitchell, J. W.: Effect of naphthalene acetic acid and naphthalene acetamid on nitrogenous and carbohydrate constituents of bean plants Bot. Gaz. 101, 1940, S. 688—699.

50. Mitchell, J. W., Kraus, E. J., Whitehead, M. R.: Starch hydrolysis in bean leaves following spraying with alph naphthalene acetic acid emulsion. Bot. Gaz. 102, 1940, S. 97—10

51. Mitchell, J. W., Brown, J. W.: Effect of 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid on the readily avai lable carbohydrate constituents in annual morning-glory. Bo Gaz. 107, 1945, S. 120—129.

52. Mitchell, J. W., Brown, J. W.: Movement of 2,4-D-Stimulus and its relations to the trans location of organic food materials in plants. Bot. Gaz. 107, 194 S. 393—407.

53. Mitchell, J. W., Marth, P. C.: Germination of seeds in soil containing 2,4-Dichlorophenoxy acetic acid. Bot. Gaz. 107, 1946, S. 409—416.

54. Pohl, R.: Ein Beitrag zur Analyse des Streckungswachstums der Pflan zen. Planta 36, 1948, S. 230—261.

55. Rabitin, J. V., Jarkovaja, L. M.: * Relationship between the reaction of medium and the ac tivity growth substances. C. R. Acad. Sci. URSS, N. s. 23, 193 S. 952—954. Referat aus: Ber. wiss. Biol. 53, 1940, S. 172.

56. Rademacher, B.: Neuartige Unkrautbekämpfungsmittel auf Wuchsstoffgrund lage. Zeitschr. f. Pflanzenkrankh. 55, 1948, S. 201—213.

57. Radtke, F.: Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Blütennektarie Planta 1, 1926, S. 394.

58. Ravault, L., Lhoste, J.: Etat actuel du desherbage chimique des plants cultivées. Ex trait de la Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture tro picale, 315/316, 1949, 34—49.

59. Ruge, U.: Übungen zur Wachstums- und Entwicklungsphysiologie de Pflanze. Springer-Verlag, Berlin und Göttingen 1947, S. 9.

60. Derselbe: S. o.: S. 131.

61. Schanderl, H.: Über sogenannte Phytohormone und ihre Anwendung in de Praxis des Obst-, Wein- und Gartenbaus. Obst- u. Gartenbau Jan. 1949, Nr. 1, S. 2.

62. Skott, F. M.: Anatomy of auxin treated etiolated seedlings of *Pisum sa vum*. Bot. Gaz. 100, 1938/39, S. 167—185.

63. Smith, O., Nash, L. B., Davis, G. E.: Chemical and histological responses of bean plants grown different levels of nutrition to indoleacetic acid. Bot. Gaz. 10 1940/41, S. 206—216.

64. Smith, F. G.: The effect of 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid on the respiratio metabolism of bean stem tissue. Plant Physiol. 23, 1948, S. 70

Derselbe, Hamner, Ch. L., Carlson, R. F.: * Changes in food reserves and respiratory capacity of bindweed tissues accompanying herbicidal action of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Plant Physiol. 22, 1947, S. 58—65. Referat aus: Ber. wiss. Biol. 64, 1948, S. 86.

Söding, H.: Die Rolle des Auxins in der höheren Pflanze. Zeitschr. f. Bot. 32, 1938, S. 497.

Derselbe: Weitere Untersuchungen über die Wuchsstoffregulation der Kambiumtätigkeit. Zeitschr. f. Bot. 36, 1940.

Stadler, S.: * Beiträge zur Kenntnis der Nektarien und Biologie der Blüte. Diss. Zürich 1886.

Stuart, N. W.: Nitrogen and carbohydrate metabolism of Kidney Bean cuttings as affected by treatment with indole-acetic acid. Bot. Gaz. 100, 1938/39, S. 298—311.

Swanson, C. P.: Histological responses of the Kidney Bean to aqueous sprays of 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid. Bot. Gaz. 107, 1946, S. 522—531.

Synerholm, M. E., Zimmerman, P. W.: * The preparation of some substituted phenoxyalkyl-carbolic acids and their properties as growth substances. Contrib. Boyce Thomps. Inst. 14, 1947, S. 91—103. Referat aus: Ber. wiss. Biol. 64, 1948, S. 85.

Dieselben: * Preparation of a series of ω-(2,4-dichlorophenoxy)-aliphatic acids and some related compounds with a consideration of their biochemical role as plant-growth regulators. Contrib. Boyce Thomps. Inst. 14, 1947, S. 369—382. Referat aus: Ber. wiss. Biol. 64, 1948, S. 85.

Taylor, D. L.: Observations on the growth of certain plants in nutrient solutions containing synthetic growth-regulating substances. I. Some effects of 2,4-Dichlorophenoxyacetic acid. Bot. Gaz. 107, 1946, S. 597—611.

Thompson, H. E., Swanson, C. P., Norman, A. G.: New growth regulating compounds. I. Summary of growth inhibitory activities of some organic compounds as determined by three tests. Bot. Gaz. 107, 1946, S. 476—507.

Tuckey, H. B., Hamner, C. L., Imhofe, B.: Histological changes in bindweed and sow thistle following applications of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid in herbicidal concentrations. Bot. Gaz. 107, 1945, S. 62—73.

Veldstra, H.: Plantengroestoffen en hare practische toepassingen. Chem. Weekblad 40, 1943, S. 158—176.

Walter, H., Weismann, O.: Über die Gefrierpunkte und osmotischen Werte lebender und toter pflanzlicher Gewebe. Jb. wiss. Bot. 82, 1935, S. 273.

Weaver, R. J., de Rose, H. R.: Absorption and translocation of 2,4-dichlorophenoxyacetic acid. Bot. Gaz. 107, 1946, S. 509—521.

Wurgler, W.: * Quelques effets de l'acide 2,4-dichlorophenoxyacétique sur les rameaux de *Prunus persica*. Experientia 3, 1947, S. 416—418.

Zimmerman, P. W., Hitchcock, A. E.: Experiments with vapors and solutions of growth substances Contrib. Boyce Thomps. Inst. 10, 1939, S. 481—508.

Zimmerman, P. W., Hitchcock, A. E.: Formative effects induced with β-naphthoxyacetic acid. Contrib. Boyce Thomps. Inst. 12, 1941, S. 114.

Zimmerman, P. W., Hitchcock, A. E.: Substituted phenoxy and benzoic acid growth substances and the relation of structure to physiological activity. Contrib. Boyce Thomps. Inst. 12, 1942, S. 321—343.

D. 144—5121/4831